SHOUT
SHARE
IT

ZEITSCHRIFT
FÜR
WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTFÜNFTER BAND

MIT 118 FIGUREN IM TEXT UND 31 TAFELN

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1913

936 (49)

1810

Inhalt des hundertfünften Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 1. April 1913

Seite
Theodor Baumeister, Die Entwicklungsvorgänge am Keime des Igels (Erinaceus europaeus L.) von seinem Übertritt in den Uterus bis zur Ausbildung des Mesoderms. Mit 10 Figuren im Text und Tafel I u. II 1
Eva Krüger, Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans, nov. sp. Mit Tafel III—VI 87
N. Th. Meyer, Zur Entwicklung von Gordius aquaticus Villot. Mit Tafel VII und VIII 125
Paul Lang, Beiträge zur Anatomie und Histologie von Planaria polychroa. Mit 1 Figur im Text und Tafel IX 136

Zweites Heft

Ausgegeben den 15. April 1913

E. Pawlowsky, Scorpiotomische Mitteilungen. I. Ein Beitrag zur Morphologie der Giftdrüsen der Skorpione. Mit Tafel X und XI . . . 157
E. Ballowitz, Die erste Entstehung der Randsichel, der Archistomrinne und der Urmundplatte am Embryonalschild der Ringelnatter (Tropidonotus natrix Boie). Mit 2 Figuren im Text und Tafel XII und XIII 178
Bernhard Dürken, Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Ein Beitrag zur Kenntnis der echten Entwicklungskorrelationen. Mit 13 Figuren im Text und Tafel XIV—XVI 192
J. J. Tesch, Das Nervensystem der Heteropoden. Mit 18 Figuren im Text und Tafel XVII 243
Josef Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. IV. Teil. Mit 4 Figuren im Text und Tafel XVIII und XIX. 280

Drittes Heft

Ausgegeben den 29. April 1913

Kurt Geyer, Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung. Mit 58 Figuren im Text und Tafel XX—XXII . . 349

Viertes Heft

Ausgegeben den 24. Juni 1913

Seite
P. E. Keuchenius, The structure of the internal Genitalia of some male Diptera. With Plates XXIII—XXV 501
D. Tretjakoff, Zur Anatomie des Auges der Kröte. Mit 6 Figuren im Text und Tafel XXVI 537
Wm. S. Marshall, The Development of the Wings of a Caddis-fly Platyphylax designatus Walk. With 6 Text figures and Plates XXVII—XXIX 574
Friedrich Alverdes, Über Perlen und Perlbildung. Mit Tafel XXX und XXXI. 598

Die Entwicklungsvorgänge am Keime des Igels (Erinaceus europaeus L.) von seinem Übertritt in den Uterus bis zur Ausbildung des Mesoderms.

Von

Theodor Baumeister
aus Selm (Westfalen).

Mit 10 Figuren im Text und Tafel I und II.

Einleitung.

Nach den Ergebnissen der paläontologischen und anatomischen Untersuchungen ist man zu der Annahme berechtigt, daß die Familie der Erinacidae, die in der recenten Fauna nur wenige Vertreter aufweist, zu den ältesten unter den placentalen Säugern gehört. Nennt doch M. WEBER (133) unsern einheimischen Igel (*Erinaceus europaeus* L.) geradezu »das älteste lebende Säugetier.«

Damit steht im Einklang auch das Ergebnis der Untersuchungen HUBRECHTS (53—64), daß im Verlaufe der embryonalen Entwicklung des Igels eine primitive und niedrige Organisation zu erkennen sei. So ist z. B. dieser Forscher auf Grund seiner vergleichenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zu der Ansicht gelangt, daß »die isoliert dastehenden Amnionverhältnisse beim Igel« ein Beispiel von der ursprünglichen, primitiven Entwicklung des Amnion bei den Säugetieren geben.

Es bietet daher ein besonderes Interesse und erscheint von Wichtigkeit, auch die Ontogenie dieses Insektivoren in allen Einzelheiten kennen zu lernen. So erklärt sich auch, daß in letzter Zeit die Entwicklungsgeschichte des Igels mehrfach bearbeitet worden ist. Vor allem ist da hinzuweisen auf HUBRECHT, der in mehreren Arbeiten die Keimblätterbildung und Placentation beim Igel untersuchte. Seine Beobachtungen wurden von RESINK (109) zum Teil nachgeprüft und ergänzt. Von andern Autoren sind in bezug auf die frühen Entwicklungsvorgänge am Ei des Igels nur kürzere Beiträge geliefert worden, so daß eine zusammenhängende, systematische Darstellung der embryonalen Entwicklung desselben bisher in der entwicklungsgeschichtlichen Literatur fehlte. Dieser Umstand ist wohl hauptsächlich darauf zurückzuführen, daß die Beschaffung eines geeigneten umfangreichen Materials mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist.

Herr Prof. Dr. med. et phil. E. BALLOWITZ, Direktor des anatomischen und zoologischen Instituts der Westfälischen Wilhelms-Universität, hat seit einer Reihe von Jahren Embryonalstadien des Igels gesammelt, um die spezielle Entwicklung desselben von der Eifurchung bis zu den späteren Stadien an einem größeren Material in systematischer Weise untersuchen zu können. Unter seiner wissenschaftlichen Anleitung sind in dem Laboratorium des genannten Instituts bereits drei Untersuchungen[1] über die embryonale Entwicklung des Igels ausgeführt und veröffentlicht worden.

So wurden im Jahre 1906 die ersten Entwicklungserscheinungen des befruchteten Igeleies vom Herrn Dr. M. KUNSEMÜLLER untersucht und in der Arbeit »Die Eifurchung des Igels (*Erinaceus europaeus* L.)« (86) dargestellt. In dem Material, das ihm von Herrn Prof. BALLOWITZ überlassen war, beobachtete er 39 Eier, die sich in den Stadien von zwei bis zu acht Furchungskugeln befinden. Da in mehreren Eileitern, die in Schnittserien zerlegt waren, kein Ei mehr entdeckt werden konnte, obwohl die zugehörigen Ovarien frische Corpora lutea aufwiesen, so war zu erwarten, daß die Ovula bereits in das Lumen der noch glatt gestreckten Uteri übergetreten waren.

Herr Dr. W. PETERMANN (102) beschrieb im Jahre 1907 eine Anzahl Stadien vom Igel, »bei denen schon die drei Keimblätter, aber noch keine Medullarrinne ausgebildet« waren.

Die dritte Arbeit wurde vom Herrn Dr. H. JACOBFEUERBORN (65) im Jahre 1908 ausgeführt. Er gibt an der Hand zahlreicher, mit großer Meisterschaft ausgeführter Abbildungen einen Überblick über die gesamte intrauterine Entwicklung des Igels, »soweit es sich um die Ausbildung der äußeren Körperform und die sich bereits im äußeren Habitus eines Embryos kundgebende Anlage und Entwicklung der wichtigsten inneren Organe handelt«.

Unter diesen Umständen bin ich gern der Aufforderung des Herrn

---

[1] Vgl.: 1) Morphologische Arbeiten aus dem anatomischen Institut der Königl. Universität Münster i. W. Bd. I. Hft. 3 u. 4 und Bd. II. Hft. 1. Leipzig, Wilhelm Engelmann. 2) E. BALLOWITZ, Zur Kenntnis der Eifurchung bei den Insectivoren. In: Anat. Anzeiger. Bd. XXIX. 1906. S. 674 ff.

Prof. BALLOWITZ gefolgt, anschließend an die Arbeit KUNSEMÜLLERS, die weiteren Entwicklungsvorgänge am Ei des Igels zu untersuchen, um die vorhandene Lücke zwischen den Arbeiten von KUNSEMÜLLER und PETERMANN auszufüllen. Somit habe ich die Aufgabe, das Schicksal des gefurchten Eies nach seiner Überwanderung in den Uterus bis zur Ausbildung der drei Keimblätter zu verfolgen.

Ich fühle mich verpflichtet, schon an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. E. BALLOWITZ für die Anregung zu dieser Arbeit und für das mir gütigst zur Verfügung gestellte wertvolle Material, sowie für jede mir bei der Durchführung der Arbeit zuteil gewordene Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Material und Methode.

Das mir zur Untersuchung überlassene, umfangreiche Material war vom Herrn Prof. BALLOWITZ mit zuverlässigen Fixierungsflüssigkeiten fixiert und konserviert worden. Als Fixierungsflüssigkeiten dienten Eisessigsublimat, ZENKERsche Lösung oder RABLsche Flüssigkeit. Nach der Fixierung waren die Uteri in von 70—90% aufsteigendem Alkohol gehärtet und in 96%igem Alkohol aufbewahrt worden.

Die Art, wie die für diese Untersuchung in Betracht kommenden Uteri konserviert wurden, war nach dem Entwicklungsgrade der Keime verschieden. Wiesen die Ovarien der durch Chloroform kurz vor der Sektion getöteten Tiere frische Corpora lutea auf, und zeigte der Uterus keinerlei oder doch nur eine geringe Anschwellung, so wurde er samt den Eileitern und Ovarien in toto lebenswarm in die Fixierungsflüssigkeit gebracht. Die Uterushörner wurden vor dem Einbetten in Paraffin vorsichtig durch Querschnitte in drei oder vier Stücke zerlegt, damit das Paraffin überall gut eindringen konnte; anderseits geschah es auch deshalb, um beim Schneiden nicht allzugroße Stücke zu haben und um die Schnittrichtung möglichst senkrecht zur Längsachse des Uterus bestimmen zu können.

Von dem ersten Uterus, den ich in Schnitte zerlegte, habe ich die Muskulatur durch Zupfen mit zwei Pinzetten behutsam entfernt. Die mikroskopische Untersuchung zeigte aber, daß das Epithel der Schleimhaut an einigen Stellen beschädigt war und sich losgelöst hatte. So wurden, um jede Verletzung und Verzerrung der Schleimhaut und des Epithels zu vermeiden, weil doch nur tadellos erhaltene Objekte ein einwandfreies Resultat über die Art und Weise der »Implantation« liefern können, in Zukunft alle Uteri mit der gesamten Muskulatur eingebettet. Übrigens ließ sich die verhältnismäßig starke Uterusmuskulatur ganz gut mit schräg gestellter Klinge schneiden; um aber Platz auf dem Objektträger zu gewinnen, wurde nach dem Einspannen des Blockes in die Schlittenkammer des Mikrotoms die Muskulatur mit einem scharfen Skalpell ohne weitere Nachteile leicht entfernt. Auf diese Weise wurde dann der Uterus durch möglichst genaue Querschnitte in eine lückenlose Serie zerlegt.

Die Uterushörner mit deutlich vorspringenden Anschwellungen nach der freien Seite hin waren bei der Vornahme der Fixierung auf der mesometralen Seite geöffnet; alsdann waren die einzelnen decidualen Anschwellungen durch Einschnitte voneinander getrennt, damit die Fixierungsflüssigkeit schnell und gleichmäßig in alle Teile eindringen konnte.

Keibel hat einen graviden Uterus des Igels in diesem Stadium lebenswarm näher untersucht und gibt (68) darüber folgende Beschreibung: »Nachdem ich den Uterus von der Mesometralseite her geöffnet hatte, erwies sich das Uteruslumen durchgängig. Spannte man den geöffneten Uterus auf einer Wachsplatte aus, so wurde die ursprünglich nach der freien Seite hin bestehende Hervorragung der Uterusanschwellung hervorgetrieben, und es ragte nun in die Uterushöhle an der Stelle, wo sich die Eier vorfanden, eine Schleimhautwucherung von 10 mm Länge und 9 mm Breite hinein. Auf dem Gipfel dieses Schleimhautwulstes zeigte sich ein rötlicher, längsovaler Flecken, dessen Länge 3 mm und dessen Breite $1^1/_2$ mm betrug. Die Längsrichtung des Ovals entsprach der Längsrichtung des Uterus. Bei genauer Untersuchung zeigte sich, daß der ovale Fleck in seiner Mitte einen Spalt hatte, dessen Ränder vermittels eines kleinen Gerinnsels verklebt waren. Brachte man die verklebten Ränder zum Klaffen, was besonders, wenn man den natürlichen Spalt an beiden Seiten mit Hilfe des Messers etwas verlängerte, leicht gelang, so sah man in seiner Tiefe, etwa 2 mm unter der Oberfläche des Schleimhautwulstes einen rundlichen Körper von wenig mehr als 1 mm Durchmesser, der blutig gefärbt war. In demselben lag das nur wenig kleinere Ei. Seine Wandung war fest mit dem es zunächst umgebenden, durch reichliche Blutgefäße ausgezeichneten mütterlichen Gewebe verwachsen.«

Diese Narbe (»Reichertsche Narbe«), die auch an den konservierten Stücken an der Innenfläche des Uterus ganz gut zu erkennen war, diente auch mir zur Orientierung. Von der Schleimhautwucherung wurde vor dem Einbetten mit einem Rasiermesser zunächst die noch vorhandene Uterusmuskulatur und dann noch so viel von dem mütterlichen Schleimhautgewebe entfernt, daß die Keimblase und das mit ihr innig verwachsene deciduale Gewebe nicht im mindestens in Gefahr kam, irgendwie verletzt zu werden. Jedes so behandelte Stück wurde dann mittels der Lupe genau orientiert und gezeichnet. Auf diese Weise war es mir dann später leicht möglich, die Schnittrichtung des betreffenden Blockes genau bestimmen zu können. Die Keimblasen wurden derart in Serien zerlegt, daß die Schnittrichtung senkrecht zur Längsachse des rötlichen Fleckens auf der Schleimhautwucherung gerichtet war; also auch in diesem Falle war die Schnittrichtung senkrecht zur Längsachse des Uterus. Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Längsachse des Embryos mit der Längsachse des Uterus zusammenfällt. Die Keimscheiben sind mit wenigen Ausnahmen meist genau senkrecht getroffen, so daß die gegenseitigen Verhältnisse der einzelnen Keimblätter zueinander deutlich zu erkennen sind.

Vor dem Einbetten wurden die in der angegebenen Weise behandelten Stücke, um die Sublimatniederschläge zu entfernen, in Jodalkohol gebracht, in dem sie etwa 24 Stunden verblieben. Nachdem sie alsdann mit Alc. abs. und Chloroform behandelt waren, kamen sie etwa 3 Stunden in flüssiges Paraffin vom Schmelzpunkt 52° C und aus diesem in solches vom Schmelzpunkt 56° C. Alle Stücke wurden vor dem Schneiden genau nach den angefertigten Skizzen und kurzen Beschreibungen orientiert und dann mit dem Microtom von Schanze in Serien geschnitten. Die Schnittdicke beträgt bei den in Frage kommenden Serien 15 μ. Bemerken will ich hier, daß diese Dicke für die Untersuchung der Keimblasen vollkommen ausreicht, dagegen wäre für das Studium der kleinen Ovula, die sich im Uterus etwas dunkler färben als im Eileiter, eine geringere Dicke wünschenswert und vorteilhaft gewesen. Die einzelnen Schnitte wurden vorsichtig mit Hilfe von Pinsel und Pincette auf den Objektträger überführt und unter Anwendung der bewährten Eiweiß-Glyzerin-Wassermethode aufgeklebt. Nachdem die mit den aufgeklebten Serien beschickten Objektträger etwa 2 Tage im Trockenofen gelegen hatten, wurde das Paraffin mit Xylol ausgewaschen und, um noch etwaige Niederschläge von Sublimat zu entfernen, wurden die Serien noch einmal einer mehrstündigen Jodalkoholbehandlung unterzogen. Dann erst wurde die Färbung vorgenommen. Die Schnittte blieben etwa 20—24 Stunden in einer dünnen, wässerigen Lösung von Hämatoxylin nach Delafield oder nach Böhmer und kamen dann etwa eine halbe Stunde in fließendes Brunnenwasser. Vor dem Einschließen in Kanadabalsam wurden sie mit in absol. Alkohol gelöstem Eosin einige Sekunden nachgefärbt.

Eine große Anzahl Schnittserien, die in bezug auf die Erhaltung der einzelnen Teile und an Schönheit und Klarheit der Färbung nichts zu wünschen übrig lassen, stehen mir zur Verfügung und bestätigen teils die Arbeiten früherer Autoren, teils berichtigen und ergänzen sie dieselben in manchen Punkten. Leider habe ich nicht das Glück gehabt, sämtliche Entwicklungsstadien des Igeleies vom Eintritt in den Uterus bis einschließlich der Bildung des dritten Keimblattes zu erhalten. Die Bildung der sogenannten Keim- oder Furchungshöhle habe ich nicht beobachten können.

Die Arbeit ist auf die Untersuchung von Schnittserien beschränkt, da an ein Freipräparieren der Keimblase zur Darstellung von Flächenbildern in diesen frühen Stadien nicht zu denken ist. Es würde eine Verschwendung des kostbaren Materials gewesen sein, wenn ich versucht hätte, die kleinen Keimblasen aus der mütterlichen Schleimhaut, mit der sie schon sehr früh innig verwachsen sind, herauszuschälen. Bei dem ersten Auftreten von Mesodermzellen hat der größte Durchmesser der Keimscheibe des Igels noch nicht einmal die Größe von 0,4 mm erreicht, während nach den Angaben von KÖLLIKER (84) die Keimblase des Kaninchens, bei der der Primitivstreifen in der ersten Entwicklung ist, eine Keimscheibe von 1,42 : 1,25 mm aufweist.

Vorbemerkungen über den Igeluterus.

Bevor ich an meine eigentliche Aufgabe herangehe, möchte ich zunächst einige Bemerkungen über den Uterus des Igels vorausschicken, um in dem folgenden Abschnitt die Aufmerksamkeit ohne jede Ablenkung auf die Entwicklungsvorgänge an den von mir im Uterus vorgefundenen Eiern allein richten zu können.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die weiblichen Genitalien überaus häufig der Sitz der mannigfaltigsten Cysten sind, so daß diese Organe zum Studium der verschiedensten Arten der Cystenbildung sehr geeignet sind. Auch beim Igel ist die Uterusschleimhaut in ganz hervorragender Weise für die Entwicklung von Retentionscysten veranlagt.

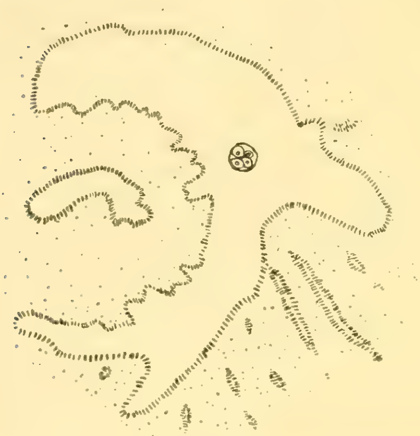
Eine Anzahl Uterushörner, die augenscheinlich die ersten Anzeichen der bekannten Anschwellungen einer Gravidität aufwiesen, wurden in der sicheren Erwartung, junge Keimblasen zu finden, teilweise in Schnitte zerlegt. Aber nicht erst die mikroskopische Untersuchung brachte die Aufklärung, sondern beim Anfertigen der Schnitte ließ das Fehlen der decidualen Schleimhautwucherung und der geronnenen Blutmasse erkennen, daß die betreffenden Verdickungen des Uterus nicht durch die Implantation der Eier hervorgerufen seien. Nach der Entfernung des Paraffins durch Xylol waren die Cysten in der Schleimhaut makroskopisch deutlich sichtbar, so daß also von echten Cysten die Rede sein kann.

Eine einzelne Cyste in einem Uterus habe ich nicht angetroffen, sondern der Uterus ist, wenn die krankhafte Erscheinung sich zeigt, in der Regel durch massenhaftes Auftreten von Cysten verschiedener Größe verunstaltet. Vielfach liegen in der Schleimhaut drei bis vier Cysten nebeneinander, deren Querschnitte insgesamt den des Uteruslumens zuweilen bedeutend übertreffen. Für gewöhnlich zeigt sich die cystische Entartung in dem mittleren Teile der langen Drüsenschläuche und zwar besonders in der Nähe der antimesometrischen Seite des Uterus, wo die Schleimhaut stärker entwickelt ist und die Drüsen die größte Länge erreichen. Häufig bemerkt man, daß das stark gewundene Ende der Drüsen durch Stauung der Flüssigkeit eine Erweiterung des Hohlraumes erfahren hat; solche Bildungen kann man aber nicht als Cysten bezeichnen, sondern sie sind nur partielle Erweiterungen des Drüsenganges. Tritt der Verschluß des normalen Drüsenganges unmittelbar an der Mündung desselben auf, so bilden sich mit der Zeit hier kleine Bläschen von gut Nadelkopfgröße, die in das Uteruslumen hineinragen. Bei den kleinen Cysten hat sich das hohe Cylinderepithel noch in seiner ursprünglichen Form erhalten; bei den in einem Schnitte nebeneinanderliegenden Cysten von verschiedener Größe läßt sich die Umwandlung des hohen Cylinderepithels in ein niedriges schön beobachten. In dem hellen Inhalte der Cysten liegen mitunter Reste von zerfallenen Leucocyten oder ein feines, rötlich gefärbtes Gerinnsel. In zwei Uterushörnern, die durch Cysten verunstaltet waren, wurde trotz eingehender Untersuchung nur je ein Ovulum im Uteruslumen gefunden, während für gewöhnlich drei bis fünf Eier sich in jedem Uterushorn entwickeln. Andre, mit Cysten behaftete Uteri enthielten nur Spermatozoen, doch können sich die Eier noch in den noch nicht in Schnitte zerlegten Tuben befinden. Sobald die Anwesenheit von Spermatozoen an der Spitze des Uterus festgestellt war, wurde derselbe natürlich ganz in Schnitte zerlegt.

Die sonderbar gestaltete Mündung der kurzen Eileiter des Igels ist auch Keibel (68) aufgefallen, denn er sagt in seiner Beschreibung des Igeluterus: »Auch verdient hier ein eigentümlicher, kolbiger Körper Erwähnung, welcher im Uterus regelmäßig vor der Tubenmündung gefunden wird. Seine rundliche Kuppe hat etwa den Durchmesser von $^3/_4$ mm. Sie fällt durch ihr durchscheinendes Aussehen sofort ins Auge. Ihre Oberfläche ist vielfach gefurcht und trägt ein niedriges Epithel. Über die Bedeutung dieses Gebildes weiß ich nichts zu sagen.«

Auch ich habe diesen kolbigen Körper regelmäßig beobachtet; mitunter ragte er auffallend weit in das Uteruslumen hinein, so daß die Eileitermündung etwa 1 mm von der Spitze des Lumens entfernt liegt. Die Kuppe scheint eine besondere Wirkung auf die Samenkörper auszuüben.

In beiden Uterushörnern der Weibchen, die kurze Zeit vor der Sektion belegt waren, war eine Unmenge von Spermatozoen vorhanden, die aber in keinem Falle im Cavum uteri wirr zerstreut waren. Untersucht man nämlich die Schnitte eines Uterus, in denen jene Kuppe nicht mehr angeschnitten ist, so trifft man höchst selten vereinzelte Spermafäden frei im Lumen oder auf dem Epithel der uterinen Schleimhaut. Bekommt man aber einzelne zu Gesicht, so kann man fast regelmäßig überzeugt sein, daß sich in der Nähe ein gefurchtes Ei aufhält. Die Spermatozoen haben sich fast ausnahmslos auf der Kuppe um die Tubenmündung angesammelt und stehen hier, dicht zusammengedrängt, mit den Köpfen senkrecht auf den Epithelzellen, gerade als wollten sie sich in die Schleimhaut einbohren. Bemerkenswert ist auch, daß sie nicht nur in die zahlreichen Furchen und Falten der Oberfläche, sondern auch tief in die Drüsenschläuche, deren Mündungen auf der Kuppe liegen, eingedrungen sind. An den blinden Enden derselben findet man sie in erheblicher Anzahl zu einem Klumpen zusammengeballt.



Textfig. 1.

Nach diesen Beobachtungen glaubte ich, auch im Lumen der zugehörigen Eileiter eine beträchtliche Menge Spermatozoen vorfinden zu müssen; doch das war nicht der Fall. Die mikroskopische Untersuchung der Eileiterserien führte nämlich zu dem Resultat, daß die Anzahl der Spermatozoen in den Tuben in allen Fällen verschwindend klein ist zu der Menge, die im Uterus die Eileitermündung umgibt. In dem uterinen Teil der Eileiter ist zwar immerhin eine Anzahl Spermatozoen, für gewöhnlich in paralleler Stellung zu der Epithelschicht, vorhanden, aber nach dem Ovarium zu werden sie stets spärlicher.

Auf den Ovarien, die ich untersucht habe, konnte ich kein einziges Spermatozoon entdecken.

Die Furchungserscheinungen des Eies im Uterus.

Frei im Uteruslumen wurden 15 Eier gefunden, die sich auf sieben Uterushörner verteilen.

Bevor ich die Resultate meiner Untersuchung über die Furchungserscheinungen mitteile, will ich in nebenstehender Tabelle die Größe der Eier innerhalb der Zona pellucida, die Zahl der Furchungskugeln und der Richtungskörperchen, soweit sie mit Sicherheit festgestellt werden konnten, angeben.

Bezeichnung des		Durchmesser des Eies	Zahl der	
Uterushornes	Eies		Furchungskugeln	Richtungskörperchen
I (W)	1	68:66 μ	8	1
	2	67:61 »	8	1
	3	66:49 »	9	2
II (W)	4	70:53 »	8	
	5	74:51 »	8	1
	6	69:59 »	11	2
III (R)	7[1]	60:54 »		
	8[1]	63:58 »		
	9	86:46 »	8	1
IV (S)	10	64:40 »	8	2
V (4b)	11	63:39 »	18	1
VI (6b)	12	66:38 »	17	1
	13	56:41 »	24	
	14	57:40 »	20	
VII (Q)	15	58:39 »	34	

Aus dem wiederholten Vorkommen des Achtzellenstadiums können wir annehmen, daß beim Igel die Eier in der Regel vor diesem Stadium in den Uterus übertreten. Allerdings wird diese Annahme insoweit eingeschränkt, als Kunsemüller unter den 39 Eiern im Eileiter auch zwei mit acht Furchungskugeln gefunden hat; jedoch konnte bei dem Serienmaterial festgestellt werden, daß in dem Falle das Ei mit den acht Furchungszellen den übrigen in der Entwicklung vorausgeeilt war und unmittelbar vor der uterinen Tubenmündung im Eileiter lag. Daß die Eier desselben Uterus nicht immer auf gleicher Entwicklungsstufe stehen, ist eine fast regelmäßige Erscheinung bei allen untersuchten Säugetieren. So ist gewöhnlich auch beim Igel dasjenige Ei den übrigen in der Entwicklung voraus, welches am weitesten von der Tubenmündung entfernt ist.

---

[1] Ein Schnitt des Eies ist zum Teil von Schleimhautgewebe bedeckt, wahrscheinlich sind acht Furchungskugeln vorhanden.

Die Eier der ersten drei Uterushörner liegen noch sehr nahe zusammen. Nach der Anzahl der zwischen den Eiern liegenden Schnitte beträgt der Abstand im I. Uterushorn 0,35 bzw. 0,45 mm, im II. 0,06 bzw. 0,08 mm und im III. 0,6 bzw. 0,06 mm. In dem ersten und zweiten Uterushorn, die beide von demselben Tiere stammen, nehmen die Eier offenbar eine abnorme Lage ein, sie liegen nämlich im Uteruslumen hinter der Tubenmündung unter dem kolbigen Körper. Wahrscheinlich hat hier eine Verlagerung der Eier stattgefunden, die wohl nicht so sehr auf die Einwirkung der angewandten Reagentien, als auf eine mechanische Ursache zurückzuführen ist. In den übrigen Fällen, wo mehrere Eier in demselben Uteruslumen gefunden wurden, liegen sie auch noch dicht zusammen und zwar in der Nähe der Eileitermündung, so daß die Annahme wohl berechtigt ist, daß die Eier nach einer schnellen Durchwanderung des Eileiters an dieser Stelle eine Ruhepause machen. Damit soll nun nicht gesagt sein, daß eine Pause in der Entwicklung der Eier eintritt, wie sie von BISCHOFF (20) für das Reh und von VAN BENEDEN et JULIN (15) für die Fledermaus beschrieben ist, sondern es handelt sich um dieselbe Erscheinung, die HENSEN (44) und VAN BENEDEN (8) beim Kaninchen beobachtet haben, bei welchem Tiere die Eier nach ihrer Ankunft im Uterus an der Spitze desselben, dicht zusammen liegend, einige Stunden verweilen und sich hier rasch entwickeln. Bei andern Säugetieren, die in bezug auf die ersten Entwicklungsvorgänge untersucht sind, ist festgestellt, daß die Eier die letzte Hälfte des Eileiters langsam durchwandern und erst dann in den Uterus übertreten, nachdem die Keimblasenhöhle gebildet ist.

Die jüngsten Stadien im Cavum uteri schwimmen an der mesometrischen Seite in einer feinkörnigen oder feinfaserigen, mit Eosin färbbaren Lymphe, in der sich zuweilen auch Reste von Leukocyten befinden. Die Zellen der Corona radiata sind, wie KUNSEMÜLLER berichtet, schon früher im Eileiter der Auflösung verfallen. Eine Eiweiß- oder Gallertschicht, die beim Kaninchen, Maulwurf u. a. m. im Eileiter und Uterus um die Zona pellucida abgeschieden wird, kommt beim Igel nicht vor. Die Zona pellucida ist noch bei sämtlichen Eiern im Cavum uteri erhalten, gleichviel ob die Objekte in Eisessig-Sublimat oder RABLscher Flüssigkeit fixiert sind. Die mit dem zuletzt genannten

Konservierungsmittel behandelten Eier, und zwar sind es zufällig die ältesten Stadien, zeigen in ihrem ganzen Umfange eine tadellos erhaltene Zona, die scharf kontouriert ist. Eisessig-Sublimat dagegen scheint auf die Zona einiger Eier eine auflösende Wirkung ausgeübt zu haben, da mehrere Risse bemerkbar sind und die äußere Grenze stellenweise unregelmäßig, oft wie ausgenagt ist. Andre Stadien aber, die in derselben Weise mit Eisessig-Sublimat behandelt sind, haben die Zona unversehrt bewahrt[1].

Die Dicke der Zona ist bei den einzelnen Objekten verschieden, sie variiert zwischen 9 und 11 μ. Eine Dehnung derselben bei der Zunahme der Furchungskugeln habe ich nicht feststellen können, da die gut erhaltene Zona vielfach in den Stadien, wo der perivitelline Raum noch ziemlich groß ist, dünner ist als in späteren Stadien, wo die Furchungszellen den Inhalt der Zona vollständig ausfüllen. Protoplasmaauswüchse des Eies durch die Zona pellucida, wie sie Graf SPEE (123) am Meerschweinchenei festgestellt hat, konnten auch bei der stärksten anwendbaren Vergrößerung nicht wahrgenommen werden.

Vergleichen wir die größten Durchmesser unsrer Stadien mit den Größenangaben KUNSEMÜLLERS für die Eier im Oviduct, so sehen wir, daß das Ei nicht gewachsen ist, während doch die Zahl der Furchungskugeln erheblich gestiegen ist. Wenn es nun auch nicht ausgeschlossen sein mag, daß bei der Konservierung die Eier im Cavum uteri mehr schrumpfen als im Eileiter, so ist es doch höchstwahrscheinlich, daß das Igelei beim Auftreten der Keimblasenhöhle noch dieselbe Größe hat wie im Zweifurchungsstadium. Dieses Resultat ist in der embryologischen Literatur nicht überraschend, sondern es stimmt mit den Beobachtungen verschiedener Forscher bei andern Säugetieren überein; so ist z. B. nach KEIBEL (77) das Rehei und nach LIEBERKÜHN (89) das Ei des Maulwurfs während des Furchungsprozesses ebenfalls nicht gewachsen, und nach den Untersuchungen von Graf SPEE (123) gelangt das Meerschweinchenei »in derselben Größe wie unmittelbar nach geschehener Befruchtung in das epitheliale Bindegewebe.«

---

[1] Vergleiche: Encyklopädie der mikroskopischen Technik (I. Bd. 1903). Dort bemerkt unter »Embryologische Technik« BALLOWITZ: »Da nach VAN BENEDEN und Graf SPEE sich die Zona pellucida der Säugereier (Kaninchen, Fledermaus, Meerschweinchen) in Säuren löst, müssen diese vermieden werden, wenn es auf Darstellung der Zona ankommt.« Dazu sei bemerkt, daß SOBOTTA in seinen Untersuchungen über die Maus (118) der Ansicht der beiden Autoren nicht beipflichten kann, da er, ganz gleich, ob er eine säurehaltige (FLEMMINGsche Lösung, ZENKERS Gemisch usw.) oder eine säurefreie (Sublimat, Formol) Konservierungsflüssigkeit benutzte, »die Zona pellucida stets in gleicher Weise anwesend oder fehlend« gefunden hat.

Die ursprüngliche runde Form, die die Achtzellenstadien größtenteils noch bewahrt haben, geht allmählich in eine ovale über. Die Längsachse des Eies ist meist parallel der Verbindungslinie des Mesometriums mit der gegenüberliegenden Seite des Uterus, und der etwas dickere Pol liegt der freien Seite zugewandt.

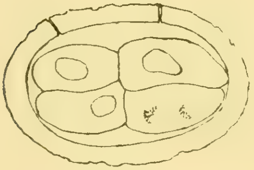
Ein Richtungskörperchen ist in allen Stadien nicht mehr mit Sicherheit festzustellen. Soweit solche zu beobachten sind, liegen sie immer oberflächlich. Zuweilen ist in dem hellen Richtungskörperchen das runde und scharf begrenzte Chromatinkügelchen tief dunkel gefärbt; in andern Fällen deutet die geschrumpfte, helle Oberfläche wohl auf die baldige Auflösung hin. In den beiden Eiern mit 17 und 18 Furchungszellen ist das dunkle Chromatinkügelchen noch deutlich zu erkennen, während in den älteren Stadien ein solches nicht mehr wahrgenommen werden kann, so daß die Ansicht van Benedens (9), daß die Richtungskörperchen verschwinden, wenn das Ei gegen 16 Furchungskugeln aufweist, auch für den *Erinaceus*-Keim richtig zu sein scheint.

In Übereinstimmung mit Kunsemüller habe ich innerhalb der Zona pellucida kein einziges Spermatozoon gefunden; dagegen befinden sich auf ihr fast immer einige Spermatozoen in verschiedenen Stellungen.

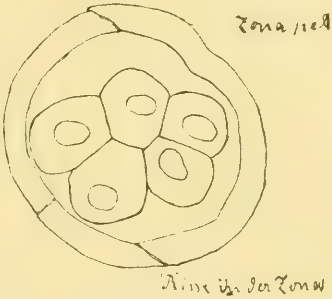
Die Furchungsstadien wurden hauptsächlich in bezug auf die Frage untersucht, ob beim Igel etwa Andeutungen einer Epibolie, wie sie bei der Fledermaus von van Beneden (14) und Duval (36) beschrieben ist, zu erkennen sei, oder ob sonst frühzeitig ein Unterschied zwischen den einzelnen Furchungszellen vorhanden sei.

Meine Beobachtungen an Eiern mit acht Furchungskugeln stimmen in den wesentlichen Punkten mit den Angaben Kunsemüllers überein. Abgesehen von der verschiedenen Größe, ist nicht der geringste Unterschied in dem Inhalte oder in der Färbung der verschiedenen Zellen erkennbar. Ich habe es unterlassen, die Größe der einzelnen Zellen festzustellen, weil diese bei fortgesetzter Vermehrung sich gegenseitig immer mehr abplatten und eine ganz unbeständige Form annehmen. Die Kerne sind im allgemeinen rund oder etwas länglich und enthalten einen Nucleolus und eine wechselnde Anzahl von kleineren und größeren Körnchen. Das erste und sechste Ei enthalten einige Kerne, die, wie Kunsemüller richtig sagt, »den Eindruck machen, als ob sie durch eine Wand in zwei Teile zerlegt würden, es ist äußerlich eine Einkerbung zu sehen; jeder Teil enthält einen deutlichen Nucleolus«.

In dem zehnten Ei ist eine Furchungszelle in Teilung begriffen. Die Chromosomen sind, wie es auch in der nebenstehenden Textfig. 2 angedeutet ist, aus der Äquatorialebene nach den entgegengesetzten Polen gerückt. Nach der radiär im Ei gelegenen Äquatorialebene zu urteilen, werden auch die beiden Tochterzellen eine oberflächliche Lage einnehmen, die sämtliche Zellen in den Eiern mit acht Furchungskugeln haben. Nach den Befunden van Benedens sind bei der Fledermaus ebenfalls noch alle acht Furchungskugeln oberflächlich gelagert und erst in einem späteren Stadium soll eine oder mehrere Zellen in die Mitte des gefurchten Eies rücken. Dagegen hat Hubrecht (60) bei *Tupaja javanica* die Beobachtung gemacht, daß schon nach dem Vierzellenstadium eine Gruppierung um eine centrale Zelle erfolgt, die sich durch eine hellere Färbung von den peripheren unterscheidet.



Textfig. 2.



Textfig. 3.

In dem sechsten Ovulum berühren alle elf Furchungszellen, die anscheinend noch von gleicher Größe sind, die Zona pellucida. Die Textfig. 3 stellt den mittleren von den drei Schnitten dar, in denen das Ei enthalten ist. Wir sehen, daß die eine Zelle von den vier übrigen des Schnittes zum größten Teile eingeschlossen ist, und die Rekonstruktion des Eies aus den drei Schnitten zeigt, daß diese Zelle von allen übrigen berührt wird; nur nach der Zona hin ist sie frei. Nach der augenblicklichen Anordnung der Zellen zu urteilen, wäre es bei fortschreitender Entwicklung des Eies leicht möglich gewesen, daß in den nächsten Stadien die Abkömmlinge der betreffenden Zelle von denen der übrigen zehn ganz umwachsen und in die Mitte des Eies gedrängt worden wären. Die innere Beschaffenheit ist aber bei allen Zellen die gleiche.

Ein Stadium mit 18 Furchungskugeln wurde nur einmal beobachtet. Jeder Schnitt des Uterushorns, welches dasselbe enthält, wurde wiederholt und sorgfältig geprüft, aber ein weiteres Ei konnte nirgendwo entdeckt werden. Das Ei liegt noch nicht weit von der Eileitermündung entfernt in der Nähe der antimesometrischen Seite. Bei der Betrachtung der beiden Schnitte, in denen das ganze Ei enthalten ist, empfängt man den Eindruck, daß nach der Mitte des Eies zu die Zellen verhältnismäßig größer sind, als die äußeren; doch ist bei ihrer verschiedenen Lage in den beiden Eihälften, und da auch jede anderweitige Differenzierung fehlt, nicht mit Sicherheit zu sagen, daß sie hinsichtlich der Größe in irgendwelcher Beziehung zueinander stehen.

In dem Ei, das 17 Furchungskugeln zählt, ist von einer gesetzmäßigen Anordnung derselben nach verschiedener Größe nichts zu erkennen. Auch dieses Ei liegt nur in zwei Schnitten. Auffallend ist es, daß die Grenzen der peripheren Zellen sehr schwer und zum größten Teile überhaupt nicht mehr festzustellen sind, während der Kontur einer central gelegenen Zelle scharf hervortritt. Im übrigen ist ein Unterschied in dem Aufbau der Zellen nicht zu erkennen.

Nicht weit von diesem Ei liegen in dem Uteruslumen die beiden folgenden aufeinander gelagert. Die Zona pellucida beider Eier ist gut erhalten; nur in der Berührungszone hat sie sich zum Teil schon aufgelöst. Die Eier sind also aneinander geklebt, und ich vermute, daß beide gemeinsam von einer Decidua reflexa umgeben worden wären und sich zu Zwillingsembryonen entwickelt hätten. Ich will noch erwähnen, daß Herr Prof. BALLOWITZ mir mitgeteilt hat, daß er beim Igel zu wiederholten Malen zwei Keime in einer Fruchtkapsel gefunden habe. Die Entwicklung und der Bau beider Eier sind annähernd gleich. Das eine Ei zählt 20, das andre 24 Zellen. In beiden Stadien sind wieder Andeutungen vorhanden, daß größere, mit deutlichen Konturen versehene Zellen sich gegen eine periphere Schicht abzusondern beginnen, die aus kleineren und abgeplatteten Zellen besteht. Jedoch sei bemerkt, daß der Unterschied auch hier keineswegs so ausgeprägt ist, daß ich alle Zellen des Eies in eine centrale und eine periphere Gruppe sondern kann.

In einem von Cysten stark deformierten Uterushorn konnte als einziges Ei nur das älteste unsrer Furchungsstadien festgestellt werden. Es liegt vor einer seitlichen Schleimhautbucht in der Nähe der freien Seite. Ob es hier an seiner Einbettungsstelle angelangt ist, dafür habe ich keinen Anhaltspunkt finden können. Bisher scheint es, obwohl es die Epithelschicht berührt, noch keinen wirksamen Reiz auf das Epithel und auf das angrenzende Schleimhautgewebe ausgeübt zu haben, wenigstens ist eine Veränderung derselben nicht zu erkennen. Doch fällt es auf, daß um die Drüsen, die in der Umgebung des Eies münden, eine auffallend große Menge Leucocyten sich angesammelt hat. Das Ei zählt gegen 34 Furchungszellen und ist doch wie bereits an einer früheren Stelle betont wurde, nicht größer als die Stadien mit zwei Blastomeren. Die Zellen liegen demnach in dem kleinen Raume dicht zusammengepreßt, und da das ganze Ei nur in zwei Schnitten zu sehen ist, so treten die einzelnen Zellen nicht so deutlich und bestimmt hervor, wie in den früheren Stadien. Zellgrenzen sind überhaupt nicht mehr zu verfolgen. Bei schwacher Vergrößerung fällt in der einen Schnitthälfte des Eies ein heller Spalt auf, der dem stumpfen Pole genähert und in der Richtung des größten Eidurchmessers liegt. Er ist ziemlich deutlich abgrenzbar und bildet offenbar die erste Anlage der sogenannten Furchungs- oder Keimblasenhöhle. In der Mitte und am stumpfen Pole des Eies sind die Kerne wie in den letzten Stadien wieder verhältnismäßig größer und haben eine rundliche Form, während peripher unter der Zona pellucida eine Schicht aus dichtgedrängten Zellen mit länglichen Kernen zu bestehen scheint. Ein Färbungsunterschied der Kerne bzw. der Zellen ist auch in diesem Stadium nicht wahrzunehmen.

Die Untersuchung der frei im Cavum uteri vorgefundenen Eier ist hiermit zu Ende geführt. Leider war es mir nicht vergönnt, die nächstfolgenden Stadien, in denen sich die Eier durch Ausbildung der Furchungshöhle zur Blastula oder Keimblase entwickeln und zugleich auch ihre Einbettung in das mütterliche Schleimhautgewebe stattfindet, zu erhalten, so daß ich an dieser Stelle keine Auskunft über diese wichtigen Vorgänge geben kann.

Es erübrigt jetzt noch, die Beobachtungen über den Verlauf und über die Erscheinungen der Furchung beim Igel zusammen zu fassen und mit den bei andern Säugern gewonnenen Ergebnissen kurz zu vergleichen. Von einer ausführlichen Darstellung der einschlägigen Literatur kann ich absehen, da KUNSEMÜLLER in seiner Arbeit eine umfassende Literaturübersicht über die Furchungserscheinungen angegeben hat, und im übrigen verweise ich auf die von ihm genannten Abhandlungen.

Bei allen Säugern, die in bezug auf die ersten Furchungsstadien untersucht sind, ist die Beobachtung gemacht worden, daß die beiden ersten Blastomeren sowohl an Größe als auch an Dottergehalt ungleich sein können. Daraufhin hat VAN BENEDEN, hauptsächlich aber veranlaßt durch seine eignen Befunde am Ei der Fledermaus und des Kaninchens, bei welchen sich die eine Furchungskugel durch ihre Größe und auch durch ihre hellere Färbung von der zweiten unterscheiden soll, die Hypothese aufgestellt, daß in den Säugetiereiern bereits durch den ersten Teilungsprozeß das Material für das gesamte Ectoderm und Entoderm geschieden werde. Die Abkömmlinge dieser größeren, der Ectodermzelle, sollen alsdann infolge ihrer lebhafteren Vermehrung die Entodermzellen umwachsen. Die Stelle, an der die Ectodermzellen zusammenstoßen und die Calotte vollständig schließen, bezeichnet er als Blastoporus; dort soll nach seiner Ansicht später auch der Embryonalknoten auftreten. Van Beneden sah sich gezwungen, seine Hypothese fallen zu lassen, sie wurde aber einige Zeit später von Duval, der von neuem die Eifurchung der Fledermaus untersuchte, mit einigen Abänderungen wieder aufgenommen. Bisher ist eine solche Differenzierung der Zellen nur von van Beneden und Duval bei den genannten Säugern beschrieben und behauptet worden, während sie von allen andern Autoren entschieden bestritten wird.

Kunsemüller hat in seiner Untersuchung festgestellt, daß auch beim Igel die beiden primären Furchungskugeln zuweilen schon einen geringen Unterschied in der Größe aufweisen. Im übrigen sind sie aber von gleichartigem Bau und zeigen in ihrer Struktur keinerlei Differenzierung, die erkennen ließe, daß bereits in diesem Stadium eine Sonderung in Ectoderm und Entoderm stattgefunden habe. Die weitere Segmentierung geht unregelmäßig vor sich, und infolgedessen kann man besonders in jüngeren Stadien der Furchung oft erhebliche Unterschiede bezüglich der Größe und der Zahl der Zellen beobachten. In keinem Falle ist ein Anhaltspunkt dafür zu finden, daß eine bestimmte Gruppe von Zellen sich schneller vermehrt.

In dem achtzelligen Stadium besteht das Ei, wie Kunsemüller bereits hervorgehoben hat, aus annähernd gleichgroßen Furchungskugeln, deren innere Beschaffenheit überall die gleiche ist. Die Zellen sind sämtlich oberflächlich gelagert, d. h. es hat noch keine Gruppierung um eine oder mehrere central gelegene Zellen stattgefunden. Die Furchungskugeln füllen den Raum innerhalb der Zona noch nicht aus, und in den meisten Fällen besitzt der perivitelline Raum noch eine recht erhebliche Ausdehnung.

Auch in den nächstfolgenden Stadien ist weder ein Unterschied zwischen den einzelnen Zellen, noch eine bestimmte, gesetzmäßige Anordnung derselben, die auf die Ausbildung von verschiedenartigen Zellschichten schließen ließe, zu erkennen. Doch deutet das Ei mit den elf Furchungskugeln daraufhin, daß auch beim Igel Stadien vorkommen, die Anzeichen einer Epibolie tragen.

Mit fortschreitender Entwicklung wird der perivitelline Raum beständig kleiner und verschwindet völlig, wenn das Ei etwa 16 Furchungskugeln zählt. Zu gleicher Zeit gelangt eine oder mehrere Zellen in die Mitte des gefurchten Eies, und erst von diesem Augenblicke an beginnt nach meinen Beobachtungen eine Sonderung der Zellen in zwei Gruppen, und zwar in eine centrale und eine periphere Gruppe, sich auszubilden. Es ist unmöglich nachzuweisen, von welcher der beiden ersten Blastomeren die eingeschlossenen Furchungskugeln abstammen. Wie vorhin ist die Gestalt und Größe der einzelnen Zellen verschieden, aber bezüglich der Färbbarkeit und der Dotterstruktur ist auch zunächst noch nicht der geringste Unterschied zu konstatieren. Aber ohne Zweifel steht fest, daß sich im Morulastadium die peripheren Zellen in mehrfacher Hinsicht von den centralgelegenen unterscheiden, und daß die Sonderung in dem weiteren Verlaufe der Furchung immer deutlicher und schärfer wird.

Während in der abgelaufenen Periode der Entwicklung in dem Ei ein gleichmäßiges Wachstum herrschte, findet von jetzt ab eine ungleichmäßige Teilung und Vermehrung der Zellen statt, denn nur so ist es möglich, daß in dem bis dahin noch fast gleichförmigen Zellenmaterial eine periphere Schicht von kleineren Zellen von einer centralen Zellgruppe, die aus größeren Elementen besteht, immer deutlicher unterscheidbar wird. Die Kerne der peripheren Schicht sind durchweg langgestreckt, während die der centralen fast ausschließlich die runde Form bewahrt haben. Je zahlreicher und kleiner die Zellen werden, um so inniger schließen sie sich zusammen, und die äußersten legen sich fest an die Zona. Die Abgrenzung wird immer schwieriger und unbestimmter, und schließlich sind die Zellgrenzen in der peripheren Schicht überhaupt nicht mehr wahrzunehmen, während aber der Kontur der Zellen in der Mitte und in der Nähe des stumpfen Poles noch ziemlich scharf hervortritt. Was nun die innere Struktur der Zellen anbelangt, so ist es höchst wahrscheinlich, daß dieselbe in den beiden Gruppen nicht mehr die gleiche ist, obwohl es bei der dichtgedrängten Lage der zahlreichen Kerne in dem kleinen Raume innerhalb der Zona pellucida in den untersuchten Stadien nicht möglich war, eine Differenzierung mit Sicherheit festzustellen.

Ein ähnlicher Verlauf der Furchung ist auch bei andern Säugetieren beobachtet worden. So fand ASSHETON (3), daß in einem späteren Furchungsstadium beim Schweine eine Schicht von kleineren Zellen sechs größere, die sich auch noch durch eine hellere Färbung auszeichneten, einschloß. Damit stimmt überein auch ein Befund desselben Autors am Ei des Schafes. Die Beobachtung van Benedens (8), daß beim Kaninchen die innere Zellenmasse des gefurchten Eies von größeren Zellen gebildet wird, ist auch durch eine Untersuchung Köllikers (82) bestätigt. Nach den Angaben Lieberkühns (88) bleiben auch beim Maulwurf im Morulastadium die centralen Furchungskugeln verhältnismäßig größer. Heape (42) hat bei diesem Insektivoren noch einen weiteren Unterschied zwischen den peripheren und den centralen Zellen in diesem Stadium beobachtet. Unmittelbar nachdem das Ei in den Uterus übergetreten war, was etwa bei 20 Furchungskugeln eintritt, hat er eine periphere hyaline Zellschicht von einer centralen Gruppe, die aus größeren und körnerreicheren Zellen bestand, abgrenzen können. Der Forscher vermutet, daß der körnige Dotter, der ursprünglich in allen Furchungskugeln in gleicher Menge vorhanden war, von den peripheren Zellen an die centralgelegenen abgegeben werde, wodurch jene, von der Dottermasse entlastet, sich schneller und häufiger teilen können. Die periphere Schicht bildet nach ihm später die äußere Wandung der Keimblase.

Auch die Erscheinung, daß die centralgelegenen Zellen in dem gefurchten Ei länger einen deutlich wahrnehmbaren Kontur bewahren als die peripheren Zellen, ist schon früher bei andern Mammalien festgestellt worden, und zwar von Lieberkühn bei dem Maulwurf (89) und von Assheton beim Schweine (3).

Allem Anscheine nach bildet sich beim Igel die erste Anlage der Keimblasen — oder Furchungshöhle in derselben Weise, wie es Hubrecht bei *Tarsius spectrum* (63) beobachtet hat, nämlich durch intercelluläre Spaltung. Die weitere Ausbildung des Keimes zur Keimblase oder Blastula habe ich leider nicht untersuchen können. Wenn ich aber die jüngsten Keimblasen, die in dem folgenden Kapitel näher beschrieben werden sollen, mit den ältesten angetroffenen Furchungsstadien vergleiche, so glaube ich mit Sicherheit annehmen zu dürfen, daß die Bildung der Keimblase beim Igel genau so vor sich geht, wie es nach dem Urteile der Autoren, wie van Beneden, Hubrecht, Keibel, Weber u. a. m. bei den Mammalien der Fall sein soll, nämlich dadurch, daß durch Ansammlung von Flüssigkeit die äußere Zellschicht von dem inneren Zellhaufen getrennt wird. Aus der peripheren Zellschicht der Morula bildet sich also die äußere Wandung der Keimblase. Diese ist nach der Auffassung verschiedener Autoren an dem Aufbau des Embryos überhaupt nicht beteiligt, sondern stellt nur eine embryonale Hülle dar, welche alsbald mit der gefäßreichen Schleimhaut des mütterlichen Uterus in innige Verbindung tritt und so in erster Linie die Ernährung des Embryos übernimmt. Aus diesem Grunde hat Hubrecht für die äußere Zellwand der Keimblase die Bezeichnung »Trophoblast« vorgeschlagen, welche in der Folge auch hier gebraucht werden soll.

Welche Rolle die centralen Zellen der Morula im Laufe der weiteren Entwicklung spielen, und welchen Anteil sie an der Bildung der Keimblätter nehmen, kann erst an einer späteren Stelle dargelegt werden.

Die zweiblättrige Keimblase des Igels.

Auf der zweiten Versammlung der Anatomischen Gesellschaft, die im Jahre 1888 zu Würzburg tagte, teilte Hubrecht seine Beobachtungen über die bei der »Keimblätterbildung und Placentation des Igels« (54) sich abspielenden Vorgänge mit. Bezüglich des zuerst genannten Entwicklungsprozesses suchte er an der Hand von Abbildungen nachzuweisen, daß sich das Entoderm (= Entoblast oder Hypoblast) frei in der Keimblasenhöhle »nach Art einer Morula zu einer geschlossenen, selbständigen Blase entwickelt, die sich erst später gegen den Trophoblast anlegt«.

Eine solche Bildungsart des Entoderms war bei den bislang untersuchten Säugetieren noch nicht beobachtet worden. Vielmehr wich das Verhalten des Entoderms beim Igel ganz und gar von den bisher festgestellten Ergebnissen ab und war nicht mit ihnen in Einklang zu bringen und bot so, zumal wenn man bedenkt, daß die Entwicklung des Kaninchens, über welche man wegen der leichten Zugänglichkeit des Materials am genauesten unterrichtet war, als typisches Beispiel für alle Säuger angesehen wurde, etwas Überraschendes und Befremdendes. Aus diesem Grunde ist es leicht erklärlich, daß die vorliegenden Abbildungen van Beneden zu der Vermutung Anlaß gaben, daß die Keimblasen »manifestement mal conservés« seien.

Es gelang Hubrecht noch in demselben Jahre eine Anzahl Igelkeimblasen zu erhalten, in denen die Entodermzellen »noch einen scharf getrennten Haufen bildeten, und die in den jüngsten Stadien die centrale Höhle der Keimblase nahezu ganz ausfüllten«. An verschiedenen Stellen seiner umfangreichen und ausgezeichneten Arbeiten finden wir die Beschreibung und Abbildung dieser Stadien. Wegen des Vergleiches mit unsern jüngsten Keimblasen ist hier wohl eine kurze Beschreibung des jüngsten Hubrechtschen Stadiums angebracht.

Die nicht prall gefüllte Keimblase mißt ungefähr 0,1 mm und hat die Form eines länglichen Sackes, dessen Wandung von Zellen gebildet wird, die hier und da mehrere Schichten dick übereinander liegen. An dem Pole, der dem Mesometrium gegenüber liegt, bemerkt man einen beträchtlichen, vielzelligen Vorsprung ins Innere. Mit der lateralen Wandung scheint ein kleines Häufchen von etwa einem halben Dutzend Zellen, die sich zu dem Entodermbläschen entwickeln werden, zusammenzuhängen. Der mittlere Schnitt zählt auf dem Umfange ungefähr 32 Zellen. Die Keimblase liegt noch vollständig frei in einer Nische des Uteruslumens.

Die jüngste Igelkeimblase, die ich zu Gesicht bekam, ist, nach ihrer Lage und Größe zu urteilen, etwas älter als die von Hubrecht beschriebene. Bei der ersten mikroskopischen Untersuchung empfängt man den Eindruck, als ob die Keimblase nicht gut konserviert sei, und ich würde sie auch für die Untersuchung nicht verwendet haben, wenn sie in ihrer Form und Gestalt nicht eine große Ähnlichkeit mit jener zeigte. In den Fig. 1 und 2 sind zwei Schnitte zur Darstellung gebracht.

Die Keimblase ist bereits von einer Schleimhautwucherung umgeben, aber die äußere Wandung, der Trophoblast, ist noch nicht mit derselben in Verbindung getreten. Ein ziemlich breiter, mit geronnenem Blute und losgelösten Epithelzellen angefüllter Spalt trennt die Lippenränder der Decidua und verschließt die Eikammer nach dem Uteruslumen zu. Uterusepithel ist in der Umgebung der Keimblase nicht mehr vorhanden.

Der größte Durchmesser der Keimblase, die in acht Schnitten von 15 μ Dicke enthalten ist, beträgt im Bilde etwa 0,13 mm. Vorsprünge und Einbuchtungen deuten darauf hin, daß dieses Stadium ebenfalls kein prall gefülltes Bläschen darstellt. Die äußere Wandung ist unregelmäßig gebaut. Nach der antimesometrischen Seite des Uterus zu besteht sie nur aus einer einzigen Lage Zellen, und in den beiden abgebildeten Schnitten — es ist der vierte und fünfte Schnitt —, fehlen in dieser Region die Zellkerne sogar vollkommen, so daß es anfangs sehr schwer hält, die äußere Grenze zu bestimmen und den Zusammenhang festzustellen. Dagegen enthält die laterale Wandung mehrere Zellschichten, und der dem Mesometrium zugewandte Pol ist besonders stark ausgebildet. Einen recht eigentümlichen Eindruck machen die Kerne der äußeren Wandung; sie haben eine unregelmäßige Form und sind fast alle bis auf wenige Ausnahmen ohne scharfe Umgrenzung. Auffallend ist es, daß bei diesem Objekte der verdickte Teil der Wandung, von dem nach dem Urteile **Hubrechts** die formativen Ectodermzellen sich absondern, dem Mesometrium zugewandt liegt, während doch auch in dem weiteren Verlaufe der Entwicklung der Keimhof auf der andern Seite erscheint. Die ungleiche Bildung der äußeren Wandung beruht auf der exzentrischen Lage der Keimblasenhöhle, welche einen Durchmesser von etwa 0,095 mm aufweist. Sie ist in vier Schnitten vorhanden und zwar in den Schnitten 4—7 der Keimblase. In dem Serum der Keimblasenhöhle liegen etwa fünf große Zellen, die dem Anscheine nach durch äußerst feine Protoplasmafäden mit der äußeren Zellwand in Verbindung stehen, wie es auch in den Abbildungen zum Ausdruck gebracht ist. Einen engeren Zusammenhang mit der Außenwand habe ich nicht feststellen können. Die großen und hellen Kerne dieser Zellen sind scharf umgrenzt und heben sich so von den übrigen ganz auffallend ab.

Soweit die Beschreibung unsers jüngsten Stadiums. Den weiteren Verlauf der Entwicklung der Keimblase können wir in dem vorliegenden Material Schritt für Schritt verfolgen und genau feststellen. Wir wollen nun zunächst das Schicksal und Verhalten der äußeren Wandung der Keimblase, des Trophoblastes, betrachten.

Wie wir gesehen haben, liegt die jüngste Keimblase noch vollkommen frei in der Fruchtkapsel oder mit andern Worten, der Trophoblast ist mit dem mütterlichen Gewebe noch an keiner Stelle verwachsen. Die Innenwand der Kapsel ist nicht mit einer Epithelzellschicht versehen, sondern das Ei liegt mitten in dem gewucherten Bindegewebe, nur hier und da, besonders nach dem Uteruslumen zu liegen einige losgelöste Epithelzellen.

Dagegen zeigt die nächst ältere Keimblase in dieser Beziehung ein andres Bild. In der Fig. 4 ist ein mittlerer Schnitt derselben zur Abbildung gebracht. Leider hat sich der Embryonalknoten, der bereits deutlich entwickelt ist, bei der Präparation durch eine Unvorsichtigkeit von seiner Anlagestelle, die auch in der Abbildung sofort zu erkennen ist, losgelöst und liegt nun frei in der Keimblasenhöhle. Recht auffallend ist, daß die Innenwand der Eikammer noch zum größten Teile eine Epithelbekleidung trägt, wie es auch an der Figur gut zu sehen ist. Auf der linken Seite ist der Trophoblast bereits mit dem mütterlichen Gewebe in Verbindung getreten. Der »Fremdkörper« hat allerdings auch auf das übrige Epithel einen mächtigen Reiz ausgeübt, denn überall sind Spuren der Degeneration wahrzunehmen. Vollkommen unversehrt aber ist das Epithel der Grundwand der Eikammer sowie eines Drüsenschlauches, der hier zu beobachten ist.

Von einer andern Keimblase, die demselben Uterus entnommen ist und in bezug auf die innere Entwicklung auf derselben Stufe steht wie die vorige, ist ebenfalls ein mittlerer Schnitt gezeichnet (Fig. 3). In den seitlichen Partien der Keimblase ist kein Epithel mehr zu erkennen, sondern der Trophoblast hat auf Kosten des mütterlichen Gewebes gewuchert und ist mit demselben verwachsen, aber aus der teilweisen Retraktion des Trophoblastes geht hervor, daß es zu einer innigen Verbindung noch nicht gekommen ist. Auch in diesem Falle haben wir nun wieder die auffallende Tatsache, daß unterhalb der Keimblase eine Epithelschicht und eine Drüse ohne wahrnehmbare Veränderung erhalten ist.

Wenn wir nun aus den Verhältnissen dieser drei Stadien einen Rückschluß auf die Art und Weise der Einbettung des Eies beim Igel machen wollen, so müssen wir mit Bedauern konstatieren, daß wir eine endgültige Auskunft über diesen überaus wichtigen Vorgang nicht geben können. Die beiden letzten Keimblasen sprechen für die Ansicht Hubrechts (56), daß vor der Umwallung von einem aktiven »sich einfressen« des Eies in die uterine Schleimhaut nicht die Rede sein kann. Dagegen können wir aber aus dem Zustande des jüngsten Stadiums mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß das Ei das Oberflächenepithel zunächst zerstört, und daß dann die Wucherung des Bindegewebes zur Bildung der Decidua reflexa beginnt. Wir hätten dann beim Igel eine »Implantation« des Eies, wie sie nach den Beobachtungen von Graf Spee (123) beim Meerschweinchen stattfindet, und wie sie durch die Untersuchungen Peters (102), Siegenbeck van Heukelom u. a. m. auch beim menschlichen Ei nahezu zur Gewißheit geworden ist, da ja bisher das Objekt von His, bei welchem die Eikammer noch teilweise eine wohl erhaltene Epithelbekleidung trägt, eine Ausnahme bildet.

Ich muß nun aber hervorheben, daß auch in den übrigen jüngeren Stadien des untersuchten Materials die Grundwand der Eikammer stets Epithelzellen aufweist, und daß in der hier noch wenig veränderten Schleimhaut eine oder zwei Drüsengänge auf eine Strecke zu verfolgen sind (Fig. 3—7). Hinweisen will ich auch noch darauf, daß Hubrecht (56, S. 317) beim Igel ebenfalls Epithel und Drüsen in der basilaren Wand der Fruchtkapsel gefunden hat.

Das Epithel verschwindet gewöhnlich erst dann, wenn die Spaltung im Embryonalknoten, worüber wir später berichten werden, aufgetreten ist. Der Drüsenschlauch liegt fast regelmäßig genau unter dem Embryonalknoten der Keimblase (Fig. 3—6). In einigen Fällen will es mir scheinen, als ob die Drüse mit der in Ausbildung begriffenen Spaltungshöhle im Embryonalknoten in Verbindung steht, und in einem späteren Stadium, kurz vor dem Auftreten des Primitivstreifens, fand ich noch einen Drüsenschlauch, der in diese Spaltungshöhle, die nach dem Urteile von HUBRECHT zur bleibenden Amnionhöhle wird, mündet (Fig. 7). Die Mündung der Drüse ist in den übrigen gleichalterigen Keimblasen durch die Wucherung des Trophoblastes bereits geschlossen, aber der Drüsenschlauch selbst ist immer noch auf eine kurze Strecke zu verfolgen. In einem Falle konnte ich in dem Epithel deutlich eine Kernteilungsfigur beobachten.

Die längere Erhaltung des Epithels in der Grundwand der Eikammer ist wohl auf die erste Verwachsung der Keimblase mit dem decidualen Gewebe und vielleicht auch auf eine Secretion der Drüse zurückzuführen. Die Keimblase tritt zunächst (Fig. 3 u. 4) in den seitlichen Partien mit der Schleimhaut in innige Verbindung und wird dann bei der weiteren Ausbildung der Decidua reflexa von der Grundwand emporgehoben, und so bleibt zwischen Ei und Grundwand der Fruchtkapsel in den jüngeren Stadien der Anheftung ein mehr oder minder breiter Zwischenraum erhalten.

Durch die Spaltung des Embryonalknotens erfährt die Keimblase an diesem Pole eine Dehnung, und infolgedessen tritt alsdann der Trophoblast auch hier mit dem mütterlichen Gewebe in Verbindung. Die Wucherung geht äußerst schnell und lebhaft vor sich, so daß nach kurzer Zeit der Trophoblast in der formativen Region am umfangreichsten und kräftigsten gebaut ist.

Der gesamte Trophoblast in seiner wuchernden Tätigkeit, wodurch die Keimblase innig mit dem decidualen Gewebe verbunden wird, bildet die Ectoplacenta DUVALS (33) und ist, wie bereits von HUBRECHT und seinem Schüler RESINK (109) festgestellt ist, ganz embryonalen Ursprungs. Die Keimblase vergrößert sich auf Kosten des mütterlichen Gewebes. Dadurch daß auch die großen Endothelzellen der erweiterten Capillaren aufgelöst werden, gelangt das mütterliche Blut unmittelbar auf die Oberfläche der Keimblase. Infolge der Berührung mit dem Blute verfällt aber ein Teil der Zellen des Trophoblastmantels der Auflösung, und auf diese Weise entsteht ein System von unregelmäßigen Lacunen, die untereinander in Verbindung stehen.

Den mit Lacunen ausgestatteten Trophoblastmantel bezeichnet RESINK als »Präplacenta«, weil derselbe die Ernährung des jungen Keimes übernimmt und zwar solange als »nutritives Organ« funktioniert, bis sich das »Euplacentastadium«, d. h. die definitive Placenta entwickelt hat.

In dem ausgebildeten Entodermbläschen befindet sich ein Secret, das sich mit Eosin färbt. Diese Beobachtung wurde von SOBOTTA bei der Maus (118) und von OCHS beim Hamster (100) gemacht, nachdem die Keimblase zum größten Teil von der sich zur Decidua umgebildeten Schleimhaut umgeben ist. SOBOTTA ist der Ansicht, daß das Secret Hämoglobin darstellt, das von dem mütterlichen Gewebe durch Diffusion dem Ei als Nahrungsstoff direkt zugeführt wird.

Während der ersten Zeit, wo der Trophoblast mit dem mütterlichen Gewebe verwächst, vollzieht sich an dem Pole der Keimblase, der dem Mesometrium fast genau gegenüber liegt, ein wichtiger Vorgang, nämlich die Einschiebung oder Entypie der formativen Zellen ins Eiinnere. In den Fig. 3 und 4 sind die embryonalen Ectodermzellen genau festzustellen. Der kleine Vorsprung in die Keimblasenhöhle — VAN BENEDEN nennt ihn »bouton embryonnaire« — wird von vielleicht zwölf Zellen gebildet, die sich durch ihre größere und rundliche Form, sowie durch ihre hellere Färbung scharf von den angrenzenden Trophoblastzellen abheben. Der Trophoblastmantel bildet über den Zellen eine einzellige »Deckschicht«, deren Elemente ziemlich flach sind. In dem Gebiete des Keimhofes ist, wie bereits erwähnt ist, der Trophoblast noch nicht mit dem dezidualen Gewebe verwachsen.

Die Vermehrung der embryonalen Ectodermzellen geht rasch und lebhaft vor sich, und nach kurzer Zeit bilden sie einen weit in die Furchungshöhle vorspringenden, runden Kopf oder Knoten, der mit dem Trophoblast im Zusammenhange bleibt (Fig. 5). Anfangs liegen die Zellen regellos durcheinander, bald aber ordnen sie sich nach der Furchungshöhle zu epithelförmig an, und zugleich erscheint in der Mitte des Embryonalknotens ein kleiner Spalt, der sich schnell vergrößert (Fig. 6). Dadurch wird die Zellschicht gezwungen, sich in die Keimblasenhöhle »einzustülpen«. Die Einstülpung ist bei gleichalterigen Keimblasen ganz ungleichmäßig ausgebildet, sie hängt nämlich ab von der Ausdehnung und Stärke der Trophoblastwucherung im Keimbezirk (oder, um die Worte SELENKAS (115) zu gebrauchen, »die Blattinversion kann durch die frühzeitige Verwachsung der Eiblase mit dem Uterus begünstigt« werden).

Die Verbindung der embryonalen Ectodermzellen mit dem Trophoblast ist zunächst noch recht massiv und eine deutliche Abgrenzung ist nicht vorhanden (Fig. 6 u. 7). Bei der nun folgenden Abflachung nimmt die Ectodermscheibe an Größe und Umfang zu und zwar sowohl durch Vermehrung der eignen Zellen als auch dadurch, daß die Verbindungszone mit dem Trophoblast dünner wird, indem sich die Zellen zu einer einschichtigen Lage anordnen. Schließlich haben wir dann eine Ectodermzellenplatte, die in der Mitte aus anscheinend mehreren Lagen palissadenförmiger Zellen besteht, peripher ganz allmählich niedriger wird und durch eine dünne einschichtige Zellenlage mit dem Trophoblast in Verbindung bleibt. Wiederholt habe ich aber in der Mitte des Schildes Zellen beobachtet, die die ganze Dicke durchsetzen. Es sind dies Zellen, deren Kerne sich in Teilung befinden. Die Zellleiber sind dann aufgehellt und heben sich deutlich von den Nachbarzellen ab. Eine solche Zelle befindet sich in Fig. 11*b*. Die gleiche Beobachtung hat KEIBEL (71) an Keimscheiben vom Schweine gemacht. Dieser Autor ist der Auffassung, daß auch die Mitte der Keimscheibe von einer einschichtigen Lage hoher Ectodermzellen gebildet wird, denn er schreibt: »Der Ectoblast besteht im vorderen Teil der Keimscheibe aus einer einschichtigen Lage Cylinderzellen, deren Kerne aber nicht alle in gleicher Höhe liegen, so daß eine in der Tat nicht vorhandene mehrfache Schichtung vorgetäuscht werden kann.«

Wenn wir unsre Beobachtungen über die Bildung der Keimscheibe des Igels mit den Befunden bei andern Säugetieren, bei denen die Entwicklung in den wichtigsten Punkten ähnlich verläuft, vergleichen, so ist zunächst zu erwähnen, daß beim Reh (KEIBEL 77), bei *Tupaja* und *Tarsius* (HUBRECHT 61, 63) ebenso wie beim Igel in dem Embryonalknoten von vornherein nur ein einziger Hohlraum existiert, während bei der Fledermaus (VAN BENEDEN 14) und beim Maulwurf (HEAPE 41) in dem soliden Zellhaufen zuerst mehrere, verschieden große Hohlräume auftreten, die sich in der Folge zu einem einzigen vereinigen. Der Hohlraum entsteht also bei der ersten Gruppe durch eine intercelluläre Spaltung der Zellen. Beim Igel bildet er, wie HUBRECHT festgestellt hat, die bleibende Amnionhöhle. Ich habe in meinem Material die Bildung des Amnion nicht bis zur Vollendung verfolgen können, aber meine Stadien zeigen, daß »die Trophoblastdecke über den erwähnten Raum in ein inneres, die Amnionhöhle überdachendes Blatt und in eine äußere Schicht gespalten wird, welche letztere mit dem peripheren Trophoblast in kontinuierlichem Zusammenhange bleibt«. Deutlich sind die beiden Schichten der Trophoblastdecke in Fig. 7 zu erkennen. Der Zusammenhang der inneren Schicht ist an einer Stelle durch die Mündung eines Drüsenganges unterbrochen, die in dem folgenden Schnitte deutlicher hervortritt. Nach den Beobachtungen van Benedens bleibt auch bei der Fledermaus die Deckschicht des Trophoblastes erhalten, und der Hohlraum des »bouton embryonnaire« wird wie beim Igel zur dauernden Amnionhöhle, während beim Reh (Keibel 77), Schafe (Assheton 2), Schweine (Weysse 133) und bei *Tupaja* (Hubrecht 60) die Höhle nach außen sich öffnet, indem die Zellen der Deckschicht auseinander weichen.

Wir haben jetzt unsre Aufmerksamkeit noch auf die Entwicklung des inneren Keimblattes zu richten. Wenn wir die Keimblase, von der ein Schnitt in Fig. 4 abgebildet ist, mit der jüngsten vergleichen, so fällt uns auf, daß sich die Zellen in der Furchungshöhle bereits erheblich vermehrt haben. Zwischen den Zellen (Fig. 4), die in einer feinkörnigen Masse, offenbar Dotterkörnchen, liegen, bemerken wir die erste Andeutung eines Spaltes, der in dem folgenden, nicht gezeichneten Schnitte etwas deutlicher in Erscheinung tritt. In dem nächsten Stadium (Fig. 3) ist der Spalt zwischen den Zellen größer, und diese beginnen sich zu einer einzelligen Schicht anzuordnen.

Meine Präparate lassen nicht den mindesten Zweifel bestehen, daß aus der frei in der Furchunghöhle gelegenen Zellgruppe das innere Keimblatt, das Entoderm, hervorgeht. Die tadellose Konservierung der Objekte bürgt dafür, daß eine künstliche Retraktion der Entodermzellen nicht vorliegen kann. In keiner Keimblase habe ich die Beobachtung machen können, daß die großen, rundlichen Entodermzellen weit auseinander liegen und durch lange, feine Ausläufer miteinander in Verbindung stehen, wie sie von mehreren Forschern bei andern Säugetieren abgebildet und beschrieben sind.

Das Entodermbläschen ist dem Pole der Keimblase genähert, der dem Keimhofe gegenüber liegt, aber ein enger und inniger Zusammenhang mit dem Trophoblast besteht zunächst nicht. Die Entodermzellgruppe ist schon frühzeitig nach außen scharf abgegrenzt, da sie von einem feinen strukturlosen Häutchen, der Membrana prima, umgeben ist. Das Häutchen tritt, falls es beim Schneiden genau senkrecht getroffen ist, als eine feine Linie scharf hervor (Fig. 5, 7, 9 u. 10). Es liegt den Zellen dicht auf, so daß das Entodermbläschen in den späteren Stadien nach außen gewöhnlich eine glatte Oberfläche besitzt, während die einzelnen Zellen nach dem Innern zu als geringe Verdickungen vorspringen.

Das Entodermbläschen hat zu der Zeit, wo das formative Ectoderm sich zur Keimscheibe abzuflachen beginnt, die Furchungshöhle fast ganz verdrängt. Sobald sich das Entoderm an den Ectodermschild angelegt hat, macht sich bald ein Unterschied zwischen embryonalen und peripheren Entodermzellen mehr oder weniger deutlich bemerkbar, wie ihn auch bereits Hubrecht beim Igel und andre Forscher bei verschiedenen Säugern festgestellt haben. Im Bereiche der Keimscheibe stehen die Entodermzellen näher zusammen und enthalten große, runde Kerne. Die peripheren dagegen sind abgeflacht und liegen weiter auseinander. Auch in der Tinktionsweise unterscheiden sich die beiden Formen; da die embryonalen saftiger sind, färben sie sich dunkler. Der Übergang zwischen beiden ist nicht scharf ausgeprägt.

Obgleich alle Keimblasen, in denen sich die zweiblättrige Keimscheibe gebildet hat, sorgfältig untersucht sind, wurde ein Blastoporus, d. h. eine Stelle im Embryonalschilde, an welcher sich ein Umschlag des äußeren in das innere Keimblatt, oder wenigstens eine Verwachsung der beiden vorliegt, nicht gefunden. An stark gekrümmten Keimscheiben schien oft unterhalb einer Falte ein Zusammenhang der beiden Keimblätter zu bestehen, ließ sich aber nicht mit Sicherheit nachweisen. Hubrecht hat beim Igel an einer zweiblättrigen Keimscheibe einen offenen Blastoporus gefunden und in seiner Arbeit über *Tarsius spectrum* (63) näher beschrieben und abgebildet.

Die Membrana prima.

Nachdem wir die Entwicklung der zweiblättrigen Keimblase untersucht haben, scheint es angebracht zu sein, daß wir uns noch etwas eingehender mit der Membrana prima beschäftigen.

Daß das feine, strukturlose Häutchen, das man bereits in den jüngsten Keimblasenstadien fest auf den Entodermzellen liegend wahrnimmt, in Wirklichkeit ein embryonales Gebilde und nicht etwa ein künstliches Gerinnungsprodukt ist, steht zweifellos fest. Es ist in allen Keimblasen vorhanden, tritt aber je nach der angewandten Fixierungsflüssigkeit mehr oder minder scharf in den einzelnen Objekten hervor. Zu keiner Zeit sind Zellen oder Kerne in ihm festzustellen. Solange das Entodermbläschen noch frei in der Furchungshöhle liegt, ist die Membran recht augenfällig, und man beobachtet auf ihrer Oberfläche vielfach einen feinkörnigen Niederschlag. Später dagegen, wenn sich das Entoderm fest an den Trophoblast und an das Ectoderm der Keimscheibe angelegt hat, kann man sie oft nur noch mit Mühe als feine Linie erkennen, aber dort, wo sich das Entoderm etwas abgehoben hat, ist sie wieder deutlich sichtbar.

An dieser Stelle sei auch schon hingewiesen auf das Verhalten der Membrana prima bei und nach der Mesodermentwicklung in dem Bereich der Keimscheibe. Sobald im Ectoderm die Wucherung, die zur

Bildung des Primitivstreifens führt, in Erscheinung tritt, kann man beobachten, daß unter derselben die Membran sich aufzulösen beginnt (Fig. 8 u. 9). Sie verschwindet, wie die älteren Stadien zeigen (Fig. 10 u. 12), in der Ausdehnung des Primitivstreifens vollständig. Dagegen bleibt sie zu beiden Seiten desselben und in der ganzen vorderen Keimregion erhalten. Das mittlere Keimblatt wuchert, wie wir später sehen werden, vom Primitivstreifen aus zwischen der Membran und dem Entoderm zunächst seitwärts bis zum Schildrande. Alsdann dehnt es sich aus der caudalen Region allmählich auch über den vorderen Keimbezirk aus, in welchem es ebenfalls zwischen der Membran und dem Entoderm eingeschlossen ist. Dazu sei bemerkt, daß die Membran immer sehr dicht auf der dünnen Randzone des Mesoderms liegt.

Obwohl nun die Membran in sämtlichen Keimblasen meines Untersuchungsmaterials und auch in den Keimscheiben, die Petermann beschrieben hat, vorhanden ist, so hat Hubrecht, soweit mir wenigstens bekannt ist, nirgendwo einer solchen Erwähnung getan. Auch aus dem Referate von Bambeke und van Beneden (7) über die Brüsseler Preisschrift geht nicht hervor, daß in den untersuchten Igelkeimblasen eine membranartige Bildung bemerkt worden ist. Im übrigen wird es auch bei der folgenden Literaturübersicht über die Membrana prima auffallen, daß auch bei andern Säugern nur von wenigen Forschern auf eine entsprechende Bildung hingewiesen ist.

Zuerst hat meines Wissens Hensen (43) die Membrana prima beschrieben. Von ihm stammt auch die Bezeichnung. Er glaubt, daß beim Kaninchen mit der Entwicklung des mittleren Keimblattes von einem Punkte des oberen aus gleichzeitig die Abscheidung eines homogenen Häutchens von der ganzen Fläche des oberen Keimblattes erfolgt. Das mittlere Keimblatt soll sich unter der Membran auch nach vorn ausbreiten, wo es aber stets nur eine dünne Lage bildet.

In seiner späteren, umfangreichen Abhandlung über die Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens (44) gibt er eine genaue Beschreibung und in Fig. 44 auf Taf. XII eine Abbildung der Membrana prima. Was die Abbildung anbetrifft, so muß ich sagen, daß wir beim Igel in den Schnitten, in welchen die Membran flach ausgebreitet liegt, genau dasselbe Bild wiederfinden. Da Hensen die Membran in den zweiblättrigen Keimscheiben nicht beobachtet hat, so ist er der Meinung, daß sie vom Ectoderm ausgeschieden würde, da die ramifizierten Mesodermzellen in dieser Periode nicht in Betracht kommen könnten. Die Membran ist ihm mit Recht aus dem Grunde wichtig, weil alles, »was in so früher Zeit sich bildet, für den Aufbau des Körpers maßgebend« ist, und nach seiner Angabe geht aus ihr hervor: die erste Anlage der Pia mater, die Membrana limitans retinae interna, die erste Grundlage der Chorioidea, die Hülle der embryonalen Linse, die äußerst feine Umhüllung der Labyrinthblase und auch die Grenzlage der Cutis. Die Cutis selbst und die Pia mater sollen sich dadurch entwickeln, daß sich die Zellen des Cutisblattes der Membrana prima anlegen und mit ihr innig verwachsen. Auch bei der Bildung der Tunicae propriae der Drüsen des Epiblastes soll die Membran mitwirken.

Schaefer (111) beobachtete zwischen dem Ectoderm und Entoderm einer zweiblättrigen Keimscheibe der Katze ebenfalls ein zartes, feines Häutchen, das er »Membrana limitans hypoblastica« nennt, weil es nach seiner Auffassung »a cuticular formation produced by the hypoblastic cells« ist. Ob das Häutchen auch das periphere Entoderm umgibt, ist an dem Objekt nicht mehr festzustellen. Der Autor glaubt, daß die Membrana hypoblastica für die Entscheidung der Frage, von welchem Keimblatte das Mesoderm gebildet wird, wichtig sei. Nach Abschluß seiner Untersuchung fand er Hensens Abbildung von der Membrana prima und war gleich überzeugt, obwohl die Beschreibung derselben erst später erschien, daß sie dieselbe Bildung sei, wie er sie bei der Katze gefunden hatte. Die Bezeichnung »Membrana prima« hält er aus entwicklungsgeschichtlichem Grunde nicht als passend gewählt.

Auch in den Keimblasen vom Schweine wurde die Membran von Weysse (133) und Assheton (3) festgestellt. Beide Autoren vermögen über die Herkunft derselben keine Auskunft zu geben, jedoch soll sie nach dem Urteile von Weysse mit der von Hensen und Schaefer beschriebenen identisch sein. Sie liegt zwischen dem Ectoderm und Entoderm der Keimscheibe, verläßt am Schildrande das Ectoderm und geht weiter, um das »extra-germinale Ectoderm« zu treffen. Ihre wahrscheinliche Funktion soll beim Schweine darin bestehen, daß sie das Ectoderm der Keimscheibe, wenn die darüber liegende Deckschicht einreißt und verschwindet, an Ort und Stelle festhält, so daß die Verbindung des embryonalen Ectoderms mit den freien Rändern des Trophoblastes leicht vor sich gehen kann.

Ebenso hat Weysse auch bei der Ratte und der Maus zwischen dem Ectoderm und Entoderm eine scharf ausgeprägte Linie beobachtet, wie sie nach seiner Angabe auch in den Abbildungen, die Duval und Robinson von Keimblasen der beiden Nager geben, deutlich zum Ausdruck gebracht ist.

Ferner beschreibt Keibel (76) in seiner Untersuchung über frühe

Entwicklungsstadien des Rehes ein feines, strukturloses Häutchen. Er nennt es Membrana hypoblastica, würde aber, wie er selbst sagt, die Bezeichnung »Membrana prima« vorgezogen haben, wenn er bestimmt wüßte, daß es dasselbe Gebilde sei, was Hensen darunter beschrieben hat.

Nach Selenka bilden beim Meerschweinchen die Entodermzellen mit den nach dem Innern, d. h. nach dem formativen Ectoderm bzw. der Interamnionhöhle zugewandten Enden eine glatte Oberfläche, auf der später eine Cuticula, die auch schon von Bischoff beobachtet wurde, deutlich sichtbar ist. Durch die Einwirkung der Reagentien hebt sie sich leicht an einigen Stellen ab, wie es z. B. auch in den von Selenka gegebenen Fig. 17 und 18 auf Taf. XII der Fall ist.

Bonnet (22) hält den scharfen Kontur des Ectoderms gegen das Mesoderm in den Keimscheiben des Schafes für den Querschnitt der Membrana prima, obwohl er eine Ablösung der Membran nirgends wahrgenommen hat.

Auch in den seitlichen Partien einer frühen menschlichen Keimscheibe hat Graf Spee (122) die Membrana prima zwischen dem oberen und mittleren Keimblatt deutlich abgehoben und gefärbt vorgefunden. Über die Abstammung derselben macht der Autor keine Mitteilung, erwähnt aber, daß sie dieselbe Membran sei, »wie man sie als Scheidewand zwischen getrennt laufenden Schichten des Meso- und Ectoblast fast immer nachweisen kann.«

Wenn ich nun die Angaben der genannten Forscher über die Membran mit den Befunden beim Igel vergleiche, so glaube ich mit Sicherheit behaupten zu dürfen, daß es sich in allen Fällen um ein und dasselbe Gebilde handelt. Allerdings herrscht über die Herkunft der Membran Unsicherheit und Unklarheit. Das hat aber nach meiner Ansicht hauptsächlich darin seinen Grund, daß die Forscher keine Gelegenheit hatten, Keimblasen in den verschiedenen Stadien der Entwicklung der betreffenden Säuger untersuchen zu können. Beim Igel wird sie zweifellos schon frühzeitig von den Entodermzellen ausgeschieden.

Die Entwicklung des mittleren Keimblattes beim Igel.

Eine eingehende und ausführliche Darstellung über die Herkunft und Bildung des mittleren Keimblattes beim Igel ist in der embryologischen Literatur bisher noch nicht vorhanden. Hubrecht hat zwar schon vor Jahren eine systematische Untersuchung über die Mesodermentwicklung für unsern Insektivoren in Aussicht gestellt, doch ist dieselbe, soweit mir wenigstens bekannt ist, bis auf den heutigen Tag noch nicht veröffentlicht. An verschiedenen Stellen seiner zahlreichen und bedeutenden Arbeiten finden wir mehrere kurze Bemerkungen über die Art und Weise, wie die Bildung des Mesoderms vor sich gehen soll. So heißt es z. B. in dem Berichte (53) der Kon. Akad. van Wetenschapen »over de vroegste ontwikkelingsstadien van den Egel«: »Het mesoblast onstaat allereerst in de primitiefstreep door woekering van het epiblast. Kort daarna neemt men waar, dat in dat gedeelte van de Kiemschijf voor de primitiefstreep, waar het embryo zich zal gaan vormen, ook het hypoblast ande vorming van het mesoblast, en wel door directe afsplijting, aandeel neemt. Verder achterwaarts versmelten de zijdelingsche mesoblastplaten, de uit het hypoblast onstaan met het mesoblast von de primitiefstreep.« Im wesentlichen stimmt hiermit überein die folgende Bemerkung aus seinem Vortrage auf der Würzburger Versammlung: »In der Region des Embryos entwickelt sich der Mesoblast in der von Heape für den Maulwurf angegebenen Weise, daß nämlich in der Region des Primitivstreifens sich die beiden primären Keimblätter, mehr nach vorn hingegen nur der Hypoblast an der Bildung des Mesoblasts beteiligen. In letztgenannter Region ist direkte Abspaltung in die Fläche wahrnehmbar.«

In der dem Vortrage folgenden Diskussion brachte Kölliker, der sich eingehend mit derselben Frage beim Kaninchen beschäftigt hat, sein Bedenken gegen die doppelte Entstehung des mittleren Keimblattes vor und bemerkte laut dem Sitzungsberichte: »Er sei nicht überzeugt worden, daß das Mesoderm in diesem Falle zum Teil vom Primitivstreifen, zum Teil vom Entoderm abstamme; die seitlichen Teile desselben können ja hinten mit dem vom Primitivstreifen kommenden Abschnitte verbunden sein.«

Neuerdings hat nun, wie an einer früheren Stelle bereits erwähnt ist, Petermann eine Anzahl Igelkeimblasen untersucht, bei denen zwar die drei Keimblätter, aber noch keine Medullarrinne ausgebildet waren. Seine Befunde über das Verhältnis von Mesoderm und Entoderm lassen sich mit den Angaben Hubrechts nicht in Einklang bringen. Er faßt seine Beobachtungen in dieser Hinsicht folgendermaßen zusammen:

»Die meisten meiner Serien lassen klar erkennen, daß in der Region des Primitivstreifens das Mesoderm vom Entoderm getrennt ist. Oft ist diese Trennung sogar so deutlich, daß ein Blick genügt, um sich davon zu überzeugen. Mit dem Ectoderm dagegen ist das mittlere Keimblatt in der Achse fest verwachsen. Zahlreiche Mitosen in dieser Zone geben Kunde von dem lebhaften Wachstum, das hier stattfindet.

Auch vor dem Hensenschen Knoten habe ich niemals eine solche Verwachsung von Entoderm und Mesoderm gesehen, daß aus ihr mit Notwendigkeit eine Entstehung des letzteren aus dem ersteren folgen müßte.«

Durch diese Befunde sind jedoch noch keineswegs die Angaben Hubrechts hinfällig geworden, denn es darf nicht außer acht gelassen werden, daß die Keimblasen nicht mehr in dem ersten Stadium der Mesodermentwicklung stehen, so daß, wie Petermann auch selbst erklärt, »die Trennung zwischen Ento- und Mesoderm auch sekundärer Natur« sein kann. Die Frage, ob sich das Entoderm an der Bildung des mittleren Keimblattes beteiligt, kann nur durch die Untersuchung einer zusammenhängenden Entwicklungsreihe der verschiedensten Mesodermstadien beantwortet werden.

Es war mir nun vergönnt, eine Anzahl solcher Igelkeimblasen zu erhalten, die im Folgenden untersucht werden sollen. Unsre Aufmerksamkeit soll dabei besonders auf die erste Anlage und Bildung des Primitivstreifens, sowie auf das erste Auftreten und auf die Entwicklung des Mesoderms gerichtet sein, um über eine Beteiligung der beiden Keimblätter, des Ectoderms und Entoderms, an diesen Bildungen Klarheit zu schaffen. Von den Keimscheiben, die für die in Frage stehenden Entwicklungsvorgänge in Betracht kommen, habe ich für eine eingehende Beschreibung neun ausgewählt, bei denen die Schnittrichtung genau senkrecht zur Keimscheibe verläuft und das Studium der einzelnen Teile weder durch Faltenbildung noch durch eine künstliche Verunstaltung infolge der angewandten Reagentien beeinträchtigt wird. Bei den übrigen Schnittserien war es aus einem der angeführten Erscheinungen teilweise unmöglich die gegenseitigen Verhältnisse der drei Keimblätter zu enträtseln, oder sie waren in der Entwicklung schon weiter vorgeschritten. Soweit aber eine Untersuchung stattgefunden hat, vollzog sich die Entwicklung genau so, wie wir sie bei den folgenden Keimblasen kennen lernen.

Beschreibung der Schnittserien.

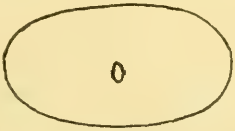
Keimblase 1 (J_4).

Die zwei Keimblasen, die für die erste Umgestaltung und Umbildung der zweiblättrigen Keimscheibe von Wichtigkeit sind, entstammen mit sechs anderen demselben Uterus. Alle wurden wiederholt mit schwacher und starker Vergrößerung sorgfältig untersucht, aber es zeigte sich, daß die sechs sich in keiner Weise von einer typischen zweiblättrigen Keimblase unterscheiden. Nirgendwo in der ganzen

Ausdehnung der Keimscheibe sind zwischen den beiden primären Keimblättern, dem Ectoderm, und Entoderm, Zellen zu beobachten, die man nicht mit untrüglicher Gewißheit entweder dem einschichtigen Entodermbläschen oder der palissadenförmig aufgebauten Ectodermscheibe zuteilen kann. Die zahlreichen Kernteilungsfiguren im Ectoderm weisen darauf hin, daß eine lebhafte Zellvermehrung stattfindet und daß bei fortschreitender Entwicklung die Bildung des Primitivstreifens in kurzer Zeit erfolgen würde. Zuweilen ist in einem oder zwei Schnitten das Ectoderm auf einer schmalen Strecke leicht verdickt, indem mehrere Zellen nach dem Entoderm zu vorspringen, und an diesen Stellen scheint zugleich auch der epitheliale Charakter an der Unterseite des Ectodermschildes zu verschwinden. Doch haben diese Verdickungen eine so geringe Ausdehnung und bieten auch so wenig Gesetzmäßiges, daß ich ihnen keine weitere Bedeutung beimessen und sie nicht als die erste Andeutung des Primitivknotens bzw. Primitivstreifens bezeichnen kann. Das Entodermbläschen ist von der Membrana prima deutlich umgeben und liegt in fast allen Stadien durch einen Spalt von der Ectodermscheibe getrennt. Eine Mehrschichtigkeit oder eine sonstige Veränderung des Entoderms ist in keinem Falle wahrzunehmen.

Die beiden andern Keimblasen dagegen, die zwar an Größe und Form sich von jenen sechs nicht wesentlich unterscheiden, zeigen bereits eine auffallende und wichtige Veränderung innerhalb der Keimscheibe und verdienen deshalb eine besondere Beachtung. Betrachten wir zunächst das offenbar jüngere Stadium:

Die Keimscheibe ist in 16 Schnitten à 15 μ dick enthalten. Der größte Schnitt hat im Bilde eine Breite von 450 μ. Durch Rekonstruktion erhalten wir demnach eine Scheibe von elliptischer Gestalt (Textfig. 4), deren große Achse annähernd doppelt so groß ist, wie die kleine. Dazu will ich aber gleich an dieser Stelle bemerken, daß diese Form nicht die gewöhnliche ist, denn alle andern Keimblasen, die auf ungefähr gleicher Entwicklungsstufe stehen, besitzen eine fast kreisrunde Area embryonalis.



Textfig. 4.

Die sieben ersten Schnitte des Keimschildes unterscheiden sich nicht von denen einer vollkommen zweiblättrigen Keimblase. Das leicht gebogene Ectoderm dieses Bezirkes ist in der Mitte etwas eingeknickt, und an dieser Stelle berühren sich Ectoderm und Entoderm, während lateralwärts ein Zwischenraum beide Blätter trennt. Von einer Differenzierung des unteren Keimblattes in Entoderm und Mesoderm ist nicht die geringste Spur vorhanden; die flachen Zellen desselben liegen in nur einfacher Lage angeordnet unter der Membrana prima.

In dem achten Schnitte bemerkt man auf der linken Seite neben der Mittellinie der Keimscheibe eine geringe Verdickung im Ectoderm, indem eine kleine Kuppe nach der Entodermseite vorspringt. Es ist dies der vordere Teil einer Ectodermwucherung, die in den beiden nächsten Schnitten deutlich hervortritt. Der neunte Schnitt ist in Fig. 8 zur Abbildung gekommen. Die rechte Seite des Schnittes ist nicht vollständig ausgeführt, weil der fehlende Randbezirk der Keimscheibe keine besonderen Eigentümlichkeiten aufweist. Der Ectodermschild ist in dieser Region nur leicht gekrümmt und zeigt eine glatte Oberfläche. Auf der rechten, längeren Seite neben der Verdickung nimmt er bis zum Rande ganz allmählich an Höhe ab. Die linke Seite ist dicker und verjüngt sich sehr schnell. An den Rändern besteht der Ectodermschild aus einer einfachen Schicht rundlicher Zellen, biegt hier nach außen um und steht mit dem Trophoblast im Zusammenhang. Die palissadenförmige Anordnung der Ectodermzellen fehlt nur in dem unteren Teile der Verdickung, deren äußerste Schicht aus großen rundlichen Zellen besteht. Über diesen liegen verschiedene Zellformen, die den Übergang bilden zu den hohen Ectodermzellen. Kernteilungsfiguren sind in der wuchernden Zone des Ectoderms sehr häufig. In dem neunten Schnitte beobachtet man auch noch die erste Andeutung eines nachfolgenden, interessanten Prozesses. Wie nämlich auch an der Abbildung (Fig. 8) ersichtlich ist, treten bereits aus dem, der Ectodermschicht zunächst gelegenen Teile der ectodermalen Wucherung zu beiden Seiten Zellen auf, die das Bestreben zeigen, sich in den Spaltraum der beiden Grenzblätter einzuschieben. Diese »seitlichen Ausläufer« stellen die erste Anlage des mittleren Keimblattes dar, und es verdient hervorgehoben zu werden, daß an keiner andern Stelle, weder innerhalb noch außerhalb der Keimscheibe bereits Mesodermzellen verhanden sind.

Der folgende Schnitt zeigt im allgemeinen dasselbe Bild, nur ist die Ectodermwucherung etwas schwächer geworden.

Das Entoderm liegt der wuchernden Zone dicht an, während es in den seitlichen Partien durch einen Spalt vom Ectoderm getrennt ist. Aber auch dort, wo die Zellen beider Schichten fest aneinander liegen, ist das untere Keimblatt stets als eine einzellige, wohl abgegrenzte Schicht zu verfolgen, denn abgesehen von der flachen Gestalt unterscheiden sich die Entodermzellen, wenn auch nicht in auffallender Weise, durch eine hellere Färbung von den darüber liegenden rundlichen Zellen. Zwischen den beiden Zellformen beobachtet man an einigen Stellen eine dünne feine Linie, die durch den Querschnitt der Membran hervorgerufen wird. Dieselbe ist zum größten Teil unter der wuchernden Zone schon verschwunden, unmittelbar daneben aber ist sie, fest auf den Entodermzellen liegend, noch vollkommen intakt und bleibt bis zum Keimscheibenrande deutlich sichtbar. Median sind die Elemente des unteren Keimblattes flach und liegen ziemlich weit auseinander; in der Randzone dagegen stehen sie näher zusammen und haben eine größere, rundliche Form. Kernteilungsfiguren sind im Entoderm zwar im ganzen Bereiche der Keimscheibe vorhanden, aber von einer Wucherung ist nicht die Rede.

Eine Einstülpung der Oberfläche, d. h. eine Primitivgrube ist nicht bemerkbar, aber es liegt auf der linken Seite der Ectodermwucherung, wie es auch in der Abbildung angegeben ist, eine ganz seichte, rinnenförmige Vertiefung.

In dem elften Schnitte ist von der ectodermalen Wucherung nichts mehr zu erkennen; dagegen zeigt die Oberseite an der betreffenden Stelle eine grübchenförmige Vertiefung, die, wie wir später sehen werden, wahrscheinlich die letzte Spur des Blastoporus bildet. In dem folgenden Schnitte geht das Grübchen in zwei ungleich ausgebildete Rinnen über, die durch eine schmale Zellschicht getrennt sind. Während die eine alsbald verschwindet, bleibt die andere bis zum 15. Schnitte sichtbar. Das Ectoderm wölbt sich unter der Rinne vor und berührt hier die Entodermschicht.

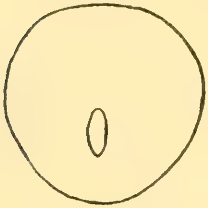
Die Keimscheibe ist in den Schnitten nach der medianen Ectodermwucherung noch vollständig zweiblättrig. Im Ectoderm sind zahlreiche Kernteilungsfiguren vorhanden.

Keimblase 2 (J_8).

Die zweite Keimblase ist im Vergleich zur ersten zwar erheblich größer, steht aber, wie auch zu erwarten war, auf derselben Entwicklungsstufe. Die mediane Ectodermwucherung ist in sechs Schnitten vorhanden, hat also an Länge zugenommen, aber seitwärts sind noch keine Mesodermzellen gebildet. Die Keimscheibe zählt 25 Schnitte. Die mikroskopische Untersuchung der Serie ergibt Folgendes:

Die ersten 14 Schnitte der Keimscheibe, die im weiteren Verlaufe der Entwicklung die Kopfregion des Embryos bilden, haben den Charakter einer zweiblättrigen Keimblase noch vollkommen bewahrt. Das untere Keimblatt ist in diesem Bezirke, wie auch in der ganzen Ausdehnung des Keimschildes durch einen Zwischenraum von dem oberen getrennt und bildet so eine scharf gesonderte, einzellige Schicht. In der Randzone liegen die Zellen etwas näher zusammen und die Kerne haben einen rundlichen oder ovalen Querschnitt. Auf den Entodermzellen ist die Membran gut sichtbar. Die körnige Auflagerung, die man an einzelnen Stellen auf derselben findet, läßt erkennen, daß der Zwischenraum zwischen den beiden Keimblättern im frischen Zustande nicht in dieser Ausdehnung bestanden hat, sondern daß beide unmittelbar aneinander gelagert waren. Die Unterseite des nach innen gebogenen Ectodermschildes weist nämlich Lücken auf, die durch die körnige Auflagerung genau ausgefüllt werden.

Eine derartige künstliche Trennung der Keimblätter ist wiederholt auch von verschiedenen Forschern an Keimscheiben andrer Säugetiere beobachtet worden. Die Ursache finde ich in Übereinstimmung mit KEIBEL (71) nur in der Einwirkung der angewandten Reagentien, da eine Zerrung der Fruchtblasen nicht stattgefunden hat. Die Fixierung solcher Keimblasen entspricht aber durchaus den gestellten Anforderungen; die ursprüngliche Lagerung der Keimschichten ist ohne Schwierigkeit bestimmt zu erkennen. Die künstliche Abhebung hat nur an solchen Stellen stattgefunden, an denen die verschiedenen Keimschichten nur miteinander verklebt waren; denn daß eine Verwachsung derselben hier nicht vorhanden war, dafür spricht als Beweis unter andern Erscheinungen die Tatsache, daß die Loslösung des fein granulierten Protoplasmas der Ectodermzellen nur dort eingetreten ist, wo die Membrana prima noch als Scheidewand zwischen den Zellschichten erhalten ist.



Textfig. 5.

Die Schnitte 15—20 verdienen wieder eine besondere Beachtung, weil in ihnen die Bildung des Primitivstreifens als eine Wucherung des Ectoderms zu beobachten ist. Der Ectodermschild zeigt, besonders in der wuchernden Zone, zahlreiche Mitosen. Die beiden ersten Schnitte durch die Ectodermverdickung enthalten offenbar den Primitivknoten, oder, wie er auch genannt wird, den HENSENschen Knoten. Er tritt nach außen nicht hervor, zeigt vielmehr eine flache Einsenkung der Oberfläche. Nach der Entodermseite springt er mit rundlicher Kuppe vor. Der Übergang zwischen den runden oder ovalen Zellen und den hohen Ectodermzellen ist charakteristisch. In dem 15. Schnitte liegt unter der Verdickung eine große runde Zelle auf der Entodermschicht, die, nach der Form und Färbung zu urteilen, sich aus der wuchernden Zone losgelöst haben muß. Der 18. Schnitt ist in Fig. 9 abgebildet.

Das Entoderm ist vom Ectoderm völlig getrennt. Es erscheint unter dem Primitivstreifen dicker und kräftiger als in der Randzone. Kernteilungsfiguren enthält es nur wenige, obwohl in dem abgebildeten Schnitte unter dem Primitivstreifen zwei nebeneinander liegen.

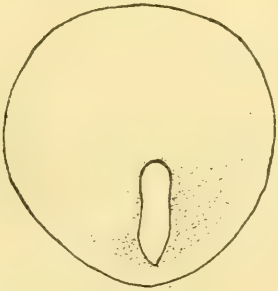
Die folgenden Schnitte bieten im wesentlichen dasselbe Bild. Im 20. Schnitte geht der Primitivstreifen zu Ende. An dieser Stelle liegen in der Ectodermschicht eine Anzahl runder Zellen dicht zusammen.

Die auf dem Knoten angedeutete Einsenkung wird caudalwärts zur Primitivrinne, die mit der Mittellinie des Keimschildes zusammenfällt, während der Primitivstreifen sich etwas nach dem linken Schildrande hinzieht. In dem 20. Schnitte erhält sie einen runden Boden, verschwindet aber bereits in dem folgenden.

In den fünf Schnitten nach der ectodermalen Wucherungszone ist die Keimscheibe etwas stärker gebogen und verliert schnell an Breite. Sie besteht aus dem unveränderten Ectoderm und dem getrennt liegenden, einschichtigen Entoderm. Mesodermzellen sind in dieser Region noch nicht vorhanden.

Keimblase 3 (*F*).

Über das folgende Stadium der Mesodermbildung geben uns drei gleichaltrige Keimblasen, die demselben Uterus entnommen sind, Auskunft. Die Keimscheiben besitzen bereits einen ausgebildeten Primitivstreifen, auf dem eine mehr oder minder gut ausgeprägte Primitivrinne entwickelt ist. Im Bereiche des Primitivstreifens hat sich von diesem aus nach beiden Seiten zwischen den Grenzblättern das mittlere Keimblatt entfaltet. Der vordere Keimbezirk ist noch zweiblättrig; nur die Schnitte unmittelbar vor dem Primitivknoten zeigen unter der Randzone des Ectodermschildes eine dünne Mesodermschicht (Textfig. 6). Diese gewinnt caudalwärts an Ausdehnung und bildet mit dem Mesodermflügel des Primitivstreifens eine zusammenhängende, geschlossene Zellplatte.



Textfig. 6.

Von den 36 Schnitten der zunächst zu beschreibenden Keimscheibe gehören 19 dem vorderen Keimbezirk, die übrigen 17 der Primitivstreifenregion an. Die drei letzten Schnitte der Keimscheibe enthalten noch kein Mesoderm. Von dem Bau und den gegenseitigen Verhältnissen der Keimschichten in den verschiedenen Bezirken geben uns die in den Fig. 10—12 abgebildeten Schnitte ein gutes Bild. Bei der speziellen Beschreibung dieser Serie nehmen wir als Ausgangsschnitt den in Fig. 10 abgebildeten Schnitt; es ist der 23. Schnitt von dem vorderen Keimscheibenende und der vierte durch den vorderen Teil des Primitivstreifens.

Das Ectoderm zeigt wieder die bekannten Verhältnisse: median besteht es anscheinend aus mehreren Schichten hoher Zellen, nimmt seitwärts stetig an Höhe ab, bis es am Keimscheibenrande in eine dünne, einzellige Schicht ausläuft, nach oben umbiegt und mit dem Trophoblast in Verbindung steht. In dem oberen Teile stehen die Zellen dicht nebeneinander, während sie nach der Unterseite hin locker gelagert sind, so daß hier der epitheliale Charakter zum Teil verloren geht. Auf der rechten Seite neben der Mittellinie liegt die ectodermale Wucherungszone, die nur nach der Entodermseite vorspringt. Auf der Oberfläche ist die Primitivgrube als eine seichte, aber ziemlich breite Einsenkung angedeutet. Die unterste Schicht des Primitivstreifens wird von einer Reihe länglicher Zellen gebildet, deren Längsachse der Entodermschicht parallel gerichtet ist. Beide Zellschichten sind aber deutlich voneinander gesondert. Der Primitivstreifen hat auf der linken Seite eine kurze, einzellige Mesodermschicht entwickelt, so daß der größere Teil noch aus Ectoderm und Entoderm besteht. Vom Ectoderm sind die Mesodermzellen durch den seitlichen Spaltraum getrennt; dagegen liegen sie dem Entoderm dicht auf, unterscheiden sich aber von dessen Elementen durch ihre größere Gestalt und durch eine etwas dunklere Färbung. Die Entodermzellen sind unter dem Primitivstreifen flach und stehen ziemlich weit voneinander. Die Membran liegt lateralwärts fest auf dem Entoderm und geht dann auf die Mesodermzellen über.

Die rechte Seite des Keimschildes ist wegen der asymmetrischen Lage des Primitivstreifens schmaler und zeigt in bezug auf die Entwicklung des mittleren Keimblattes ein andres Bild. In dem Ausgangsschnitte sind vom Primitivstreifen nach dieser Seite hin noch keine Mesodermzellen gebildet; die Keimscheibe ist also unmittelbar neben dem Primitivstreifen noch zweiblättrig. In der Randzone dagegen liegt zwischen Ectoderm und Entoderm eine einzellige Mesodermschicht, auf der sich die Membran, die an einer Stelle plötzlich unterbrochen ist, deutlich abhebt. Obwohl die Mesodermzellen den Zellen des unteren Keimblattes dicht aufliegen, ist die Grenze zwischen ihnen durchaus nicht zweifelhaft. Zu erwähnen ist noch, daß die Entodermschicht am äußeren Ende der Mesodermschicht eine Lücke aufweist, die auch in den folgenden, caudalwärts gelegenen Schnitten zu beobachten ist. Das Entoderm ist in dieser Zone stark gekrümmt.

Verfolgt man von dem Orientierungsschnitte aus die Keimscheibe nach dem hinteren Ende zu, so bleiben die Verhältnisse zunächst im wesentlichen dieselben. Der Primitivstreifen wird allmählich breiter und erhält eine schön ausgebildete Primitivrinne. Die Mesodermschicht der rechten Seite gewinnt an Ausdehnung, und vom zweiten Schnitte an ist die ganze Seite dreiblättrig. Die Sonderung der verschiedenen Schichten ist recht deutlich. Das Meso-Ectoderm der Achse ist vom Entoderm durch einen Spalt getrennt, der auch seitwärts noch eine kurze Strecke erhalten bleibt. In den folgenden Schnitten nimmt das mittlere Keimblatt immer mehr an Umfang zu; neben dem Primitivstreifen ist es zwei bis drei Zellen dick, verjüngt sich allmählich und endet in der Nähe des Schildrandes in einschichtiger Lage. Es wird von der Membran und der Entodermschicht begrenzt. In dem fünften und sechsten Schnitte erreicht die Meso-Ectodermverbindung ihre größte Dimension. Die Primitivrinne ist breit und muldenförmig. Zu beiden Seiten erheben sich Primitivwülste oder Primitivfalten, die in den nächsten Schnitten immer mehr hervortreten. Die Verhältnisse dieser Region sind an dem achten Schnitte, der in Fig. 12 zur Abbildung gekommen ist, schön zu erkennen. Ganz charakteristisch ist der Übergang der verschiedenen Zellformen im Primitivstreifen. Auf der rechten, immer noch kürzeren Seite sind die Mesodermzellen zahlreicher als auf der linken, wo sich eine lockere Anordnung derselben bemerkbar macht. Das Entoderm zieht völlig frei unter dem Primitivstreifen hinweg; lateralwärts legt es sich an die spitz zulaufenden Mesodermflügel an, ohne jedoch die Grenze zu verwischen. An einigen Stellen beobachtet man den Querschnitt der Membran.

In den folgenden Schnitten nimmt die Keimscheibe und zugleich auch der Primitivstreifen an Breite ab. Das mittlere Keimblatt ist zu beiden Seiten der Achse annähernd in gleicher Stärke ausgebildet und reicht auf beiden Seiten bis zum Schildrand. In dem neunten Schnitte wird die Meso-Ectodermverbindung höher und erhält die Form eines abgestumpften Kegels, in dem ein Unterschied zwischen den beiden Zellformen nicht auffällt. Wahrscheinlich ist in diesen Schnitten der End- oder Caudalwulst in Bildung begriffen. Das Entoderm ist in diesem Bezirk genau abgegrenzt. Neben der Primitivrinne zeigt sich eine kleine Furche, die aber im folgenden Schnitt wieder verschwunden ist.

Der zehnte Schnitt läßt erkennen, daß die Trennung von Mesoderm und Ectoderm in der Achse bevorsteht; so enthalten denn auch die folgenden Schnitte drei, deutlich von einander gesonderte Keimschichten. Das Ectoderm ist in der Mitte verdickt und trägt hier die Primitivrinne, die noch von kleinen Wülsten flankiert wird. In den folgenden Schnitten beginnt die Rinne sich auszugleichen. Die Membran liegt in dem Spaltraume zwischen Ectoderm und Mesoderm bzw. Entoderm ausgebreitet. Das Mesoderm tritt caudalwärts in innige Beziehung zum Entoderm, so daß die äußersten Zellen mit ihr verschmolzen zu sein scheinen. Die drei letzten Schnitte der Keimscheibe bestehen aus Ectoderm und Entoderm.

Die drei Schnitte vor dem Ausgangsschnitt enthalten den Primitivknoten, der nach dem Entoderm mit glatter Oberfläche vorspringt. Die Primitivgrube verschwindet im zweiten Schnitte. Auf der linken Seite liegt neben dem Knoten noch eine dünne Mesodermschicht, die in dem dritten Schnitte nur noch aus drei oder vier Zellen besteht und schräg nach unten gerichtet ist, so daß das Entoderm vorgebuchtet und infolgedessen beim Schneiden etwas schräg getroffen ist. Der Mesodermstreifen unter der rechten Randzone wird dünner und zugleich schmaler. Die Zellen liegen zum Teil so fest auf dem Entoderm, daß die Grenze nicht überall bestimmt anzugeben ist. Die Entodermzellen stehen zu beiden Seiten des Streifens in einfacher Lage und zeigen nur höchst selten Kernteilungsfiguren, so daß eine lebhafte Zellvermehrung nicht stattfindet.

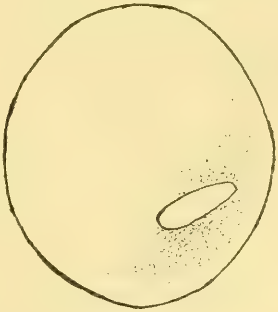
In dem vierten Schnitte ist die mediane Verdickung im Ectoderm verschwunden; er gehört also schon der vorderen Keimscheibenregion an. Der rechte Mesodermstreifen geht in diesem Schnitte zu Ende; die äußersten Zellen scheinen mit dem Entoderm verschmolzen zu sein. In dem folgenden Schnitte ist in der Verlängerung der Mesodermschicht das Entoderm etwas verdickt, ebenso auch unter der Mitte des Schildes. Eine Wucherung der Entodermzellen ist aber durchaus nicht wahrzunehmen. Auf der linken Seite besteht es aus sehr niedrigen Zellen, die weit auseinander liegen. Vom Ectoderm ist es im ganzen vorderen Keimbezirk durch einen breiten Zwischenraum getrennt.

Von dem neunten Schnitte vor dem Ausgangsschnitte ist die mittlere Partie, sowie die linke Randzone in Fig. 11 abgebildet. Auf die Lagerung der Ectodermzellen habe ich an einer früheren Stelle bereits hingewiesen. Während in diesem Schnitte die Entodermzellen auch auf der linken Seite noch ziemlich weit voneinander entfernt stehen, rücken sie in den folgenden näher zusammen und werden zugleich höher, so daß die ganze Schicht dicker erscheint. Eine Mehrschichtigkeit oder eine energische Wucherung der Zellen ist aber nirgendwo wahrzunehmen. Auf der rechten Seite ist das Entoderm bedeutend niedriger. In dem 15. Schnitte scheint es in der Mitte mehrschichtig zu sein, aber die körnige Auflagerung auf der Membran und das starkgekrümmte Ectodermschild lassen zur Genüge erkennen, daß beim Schneiden das Entoderm ungünstig getroffen ist. Die drei ersten Schnitte der Keimscheibe zeigen wieder ein gleichmäßig ausgebildetes einzelliges Entoderm, das in dem vorderen Keimbezirk nur eine geringe Anzahl Kernteilungsfiguren besitzt.

Keimblase 4 (*E*).

Bei der Untersuchung dieser Keimscheibe haben wir zunächst die auffallende Tatsache zu verzeichnen, daß die Anzahl der Schnitte durch den hinteren Keimbezirk fast doppelt so groß ist, wie durch den vorderen. Die Keimscheibe zählt 35 Schnitte. Zwölf Schnitte bilden den vorderen Keimbezirk, von den übrigen 23 zeigen nur zwölf das Meso-Ectoderm unter der Primitivrinne verwachsen.

Alle Schnitte liefern klare Bilder, in denen die Einzelheiten genau zu erkennen sind. Ein schön ausgeprägter Primitivknoten, wie wir ihn in den übrigen Keimscheiben antreffen, ist in diesem Falle nicht vorhanden. Ebenso vermissen wir in den Schnitten durch den caudalen Teil der Area die typischen und charakteristischen Bilder des Primitivstreifens der vorigen Serie. Dieser Mangel beruht darauf, daß sich oberhalb der Meso-Ectodermverbindungszone eine tief einschneidende Primitivrinne befindet, wodurch der ectodermale Boden der Rinne weit in das Keimblaseninnere vorgebuchtet wird. Über die Gestalt und Beschaffenheit des Keimschildes mit der Trophoblastdecke gibt uns Fig. 13 eine gute und übersichtliche Darstellung. Es ist dies der 14. Schnitt von dem vorderen Ende der Keimscheibe und der zweite Schnitt durch das vordere Ende des Primitivstreifens.


Textfig. 7.

Nehmen wir diesen Schnitt als Ausgangsschnitt bei der Untersuchung der Serien, so fällt uns auf der rechten Seite der Abbildung ein tiefer Einschnitt im Ectoderm auf, die Primitivrinne. Daß wir tatsächlich die Primitivrinne vor uns haben, die in diesem Umfang und in dieser Lage durch natürliche Wachstumsvorgänge gebildet ist, und nicht etwa eine durch Einwirkung der Reagentien nachträglich entstandene Falte, das beweist die Anordnung und Ausbreitung des mittleren Keimblattes in dieser Zone. Der runde Boden liegt fast in derselben Höhe, wie lateralwärts die Unterseite der Ectodermscheibe. Die asymmetrische Lage beobachtet man in allen Schnitten, soweit der Primitivstreifen bzw. die Primitivrinne vorhanden ist; die linke Seite ist annähernd viermal so lang wie die rechte. Auf der schmalen Seite liegt neben der Primitivrinne im Ausgangsschnitt eine zwei bis drei Zellen dicke Mesodermschicht, die seitwärts ganz allmählich an Höhe abnimmt. Vom Ectoderm ist sie durch einen Spalt getrennt, in den vom Schildrande her die Membran eintritt. Unterhalb der Rinne ist das Mesoderm nur als eine einzellige Schicht länglicher oder runder Zellen erhalten, die sich von den hohen Ectodermzellen scharf abheben. Auf der linken Seite sind vom Primitivstreifen nur einige Mesodermzellen entwickelt, die, obwohl sie dem Entoderm dicht anliegen, deutlich hervortreten. Sowohl unter der Primitivrinne als auch in den seitlichen Partien ist eine Verwachsung des Entoderms mit dem Mesoderm nicht eingetreten, sondern das untere Keimblatt ist in dem ganzen Bereiche als eine einzellige, dünne Schicht abzugrenzen. Die Membran liegt auf der linken Seite fest auf den niedrigen Entodermzellen und trägt an der Stelle, wo der Ectodermschild nach unten gebogen ist, eine körnige Auflagerung. Unter derselben erscheint das Entoderm dicker, ist aber bestimmt nur eine Zelle dick.

Der erste Schnitt cranialwärts zeigt im wesentlichen die gleichen Verhältnisse; man erkennt aber, daß unterhalb der Rinne die Trennung von Mesoderm und Ectoderm bevorsteht, wie denn auch in dem folgenden Schnitte beide Blätter durch einen feinen Spalt geschieden sind. Dieser Schnitt gehört also der vorderen Keimregion an. Der Teil des Schnittes, der für unsre Untersuchung von Wichtigkeit ist, ist in Fig. 14 zur Darstellung gekommen. Die Primitivrinne hat bereits erheblich an Tiefe verloren. Sie gleicht sich cranialwärts auffallend rasch aus; in dem dritten Schnitte ist sie nur noch in Gestalt einer geringen Einkerbung im Ectoderm vorhanden und von da ab ist von ihr keine Spur mehr sichtbar.

Das mittlere Keimblatt füllt in dieser Zone den Raum zwischen den beiden Grenzblättern genau aus. Auf der linken Seite beginnt es unmittelbar neben der Primitivrinne mit einer dünnen, einzelligen Schicht; unter der Rinne wird es stärker und erreicht auf der andern Seite eine Dicke von drei bis vier Zellen. Die aufliegende Membran bedingt die glatte Oberfläche nach dem Ectoderm zu. Die Grenze zwischen Ectoderm und Mesoderm ist im allgemeinen recht deutlich, nur einige Zellen unter der inneren, dünnen Randzone der Mesodermschicht sind zweifelhaft. Auf der linken Seite ist das Entoderm noch auf einer kurzen Strecke etwas verdickt. Jedoch wird es in den folgenden Schnitten wieder gleichmäßiger, sobald der Ectodermschild nicht mehr so stark gekrümmt ist. Zu gleicher Zeit verschwindet auch die körnige Auflagerung auf der Membran.

Cranialwärts verliert die Mesodermschicht nach und nach an Ausdehnung, bleibt aber zunächst unter dem rechten Schildrande noch als ein dünner Streifen, der von der Membran und der Entodermschicht fest eingeschlossen ist, bestehen. Um die Abstammung und Ausbreitung des Mesoderms cranialwärts genau verfolgen zu können, sind die folgenden Schnitte, soweit sie für unsre Untersuchung in Betracht kommen, abgebildet. Das Ectoderm ist in den Zeichnungen nicht berücksichtigt worden, da es durch einen Spalt von dem Mesoderm bzw. Entoderm getrennt liegt und für die Bildung des Mesoderms nicht in Frage kommt. Es verdient aber noch hervorgehoben zu werden, daß dieser »periphere« Mesodermstreifen vollständig unter dem Ectodermschilde gelegen ist.

Bei der Betrachtung der fünf aufeinanderfolgenden, in den Fig. 15 bis 19 abgebildeten Schnitte sehen wir auf den ersten Blick, daß die Mesodermschicht nach dem vorderen Ende der Keimscheibe zu immer dünner und schmaler wird. Die Kernteilungsfiguren, die wir im Mesoderm beobachten, beweisen, daß dasselbe sich durch Vermehrung der eignen Zellen ausbreitet. Die Membran ist in dieser Region beständig wahrzunehmen; sie liegt fest auf den Entoderm- bzw. Mesodermzellen. Das Entoderm wird von dem Mesodermstreifen nach dem Keimblaseninnern vorgewölbt. An einzelnen Stellen kostet es Mühe, die Grenzlinie zwischen den rundlichen Mesodermzellen und den im allgemeinen flachen Entodermzellen mit Sicherheit festzustellen, besonders ist dies der Fall an den dünn auslaufenden Rändern der Mesodermschicht. Abgesehen von dem hier wenig hervortretenden Formunterschied der Zellgruppen, bietet auch die Färbung keinen genügenden Anhaltspunkt bei der Grenzbestimmung. Unmittelbar neben dem Mesodermstreifen stellt das Entoderm nur eine dünne, einzellige Schicht dar, die in dem ganzen Gebiete äußerst wenige Kernteilungsfiguren enthält, so daß es ausgeschlossen zu sein scheint, daß diese dünne Zellmembran Material für die Bildung des Mesodermstreifens abgibt. Es ist allerdings eine auffallende Erscheinung, daß in dem letzten Schnitte, in dem der Mesodermstreifen mit einer großen, dunkel gefärbten Zelle zu Ende geht, die drei angrenzenden, nach unten vorgebuchteten Entodermzellen in Teilung begriffen sind, aber dieser Umstand bildet noch lange keinen hinreichenden Beweis, daß das Entoderm an dieser Stelle wirklich Mesoderm produziert. Vielmehr spricht der Bau und die Abgrenzung des Entoderms durchaus dagegen.

In dem folgenden Schnitte ist das Entoderm in der Verlängerung des Mesodermstreifens nicht im geringsten verdickt und zeigt keine Spur für eine Wucherung. Die Zellen stehen, wie es an der Fig. 20, die diesen völlig mesodermfreien Schnitt wiedergibt, zu sehen ist, ziemlich weit voneinander und haben eine niedrige Gestalt. Denselben Charakter besitzt übrigens das Entoderm auf der ganzen linken Seite der vorderen Keimregion. Somit ist in dieser Keimscheibe kein Anzeichen für die Bildung einer Protochordalplatte im Sinne Hubrechts noch für einen »peripheren entoblastogenen Mesoblasthof«, wie ihn Bonnet beim Schafe annehmen zu müssen glaubt, vorhanden.

In den folgenden vier Schnitten, die das vorderste Ende der Keimscheibe bilden, wird das Entoderm noch dünner, und die Zellen rücken weiter auseinander, so daß es eine äußerst dünne Membran darstellt, in der die Kerne geringe Verdickungen hervorrufen. Erwähnen will ich noch, daß in den ersten Schnitten die Ectodermscheibe in der Mitte verdickt ist (Fig. 20); die Zellen liegen sehr locker, ihre charakteristische Anordnung ist verschwunden. In dem achten Schnitte beobachtet man zwischen diesen Zellen einen feinen Spalt, der fast die ganze Dicke der Ectodermscheibe durchsetzt.

Verfolgt man die Schnitte caudalwärts von dem Orientierungsschnitte, so findet man zunächst im wesentlichen dieselben Verhältnisse, d. h. die tief einschneidende Primitivrinne mit dem weit nach der Entodermseite vorspringenden Boden, sowie die Mesodermschicht bleiben in derselben Ausdehnung und demselben Umfange bestehen. Auf der linken, breiteren Seite ist in der ganzen hinteren Region von dem Boden der Primitivrinne aus nur eine schmale, dünne Mesodermschicht entwickelt. Die Randzone derselben liegt der Entodermschicht mitunter so dicht auf, daß es nicht überall gelingt mit voller Sicherheit die Grenze anzugeben, da der Form- und Färbungsunterschied nicht so bestimmt hervortritt. In der dünnen Schicht bemerkt man aber wiederholt Kernteilungsfiguren. Das Entoderm ist, wie bereits erwähnt wurde, in dieser Zone nach der Keimblasenhöhle zu vorgewölbt, und infolgedessen ist es beim Schneiden etwas schräg getroffen, so daß es verdickt erscheint. Auf der linken Seite sind die Entodermzellen sogar sehr niedrig, und nur unter der körnigen Auflagerung auf der Membran werden sie, wie es auch im Orientierungsschnitt der Fall war, etwas höher. Caudalwärts macht sich die Krümmung des Ectodermschildes immer weniger bemerkbar.

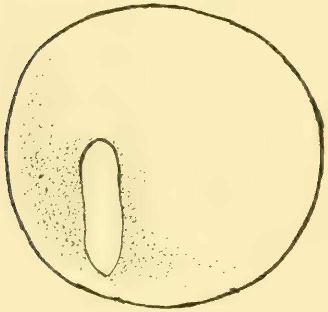
Die Primitivrinne nähert sich nur wenig dem rechten Schildrande. Im zehnten Schnitte wird sie breiter, und es erscheinen auf dem Boden zwei seichte Furchen, die jedoch in dem folgenden Schnitte wieder verschwinden. Alsdann beginnt die Primitivrinne sich ganz allmählich auszugleichen und endet im 14. Schnitte in Gestalt einer kleinen Kerbe. Der Primitivstreifen reicht nicht so weit. In dem zehnten Schnitte sind Mesoderm und Ectoderm in der Achse noch in einer schmalen Zone verbunden, während in den folgenden Schnitten alle drei Keimschichten gesondert sind. Das Mesoderm ist nur noch auf der rechten Seite vorhanden; unter dem Schildrande ist es zwei Zellen dick und nimmt schildeinwärts ganz allmählich ab. Es liegt in seiner ganzen Ausdehnung dicht auf dem Entoderm, aber dieses ist sowohl median als auch in der Randzone beständig als eine einzellige Schicht zu verfolgen, die von den Mesodermzellen vorgebuchtet wird. Je näher wir dem Ende der Mesodermschicht kommen, um so inniger wird deren Beziehung zum Entoderm. In dem 15. Schnitte liegen die letzten Mesodermzellen ohne deutliche Abgrenzung auf dem Entoderm. Kernteilungsfiguren sind aber auch in diesem Bezirk selten, so daß kein Grund vorliegt, eine entodermale Mesodermproduktion anzunehmen.

Die übrigen Schnitte sind noch zweiblättrig. Beide Keimblätter weisen keine Besonderheiten auf, sondern zeigen die bekannten, wiederholt geschilderten Verhältnisse.

Keimblase 5 (*G*).

Die Keimscheibe ist in 39 Schnitten enthalten, von denen 19 dem Bezirke vor dem Primitivknoten, die übrigen 20 der Primitivstreifenregion angehören. Der hintere Keimbezirk ist also nur wenig größer als der vordere. In der Gestalt und Organisation der Keimblätter stimmt die Keimscheibe im großen und ganzen mit der vorletzten überein.

Als Orientierungsschnitt nehmen wir den Schnitt, der das vorderste Ende der medianen Ectodermverdickung enthält, da uns dieser Schnitt ein klares Bild über den Bau und die Entwicklung der drei Keimblätter liefert. Derselbe ist in Fig. 22 abgebildet; die rechte Randzone ist nicht gezeichnet. Wegen der asymmetrischen Lage des Primitivstreifens ist das mittlere Keimblatt ähnlich wie in den vorhergehenden Keimscheiben auf beiden Seiten ungleichmäßig entwickelt. Die linke, kürzere Seite des Schildes ist bis zu dem einschichtigen Rande stark gekrümmt, während die rechte Seite mehrere leichte Biegungen macht. Die verdickte, nach unten vorspringende Stelle im Ectoderm bildet den vordersten Teil der axialen Wucherung. Die Primitivgrube ist nur als eine eben merkliche Einsenkung der Oberfläche angedeutet. Der Ectodermschild ist sowohl in der Mitte wie auch in den seitlichen Partien von dem Mesoderm bzw. Entoderm durch einen breiten Spaltraum getrennt. Das Mesoderm besteht aus zwei Zellgruppen, die unter der medianen Ectodermverdickung durch einen kleinen Zwischenraum voneinander geschieden sind. Es scheint jedoch ziemlich wahrscheinlich zu sein, daß im frischen Zustande die beiden Mesodermschichten mit der Ectodermverdickung im Zusammenhange gestanden haben, und daß erst bei der Fixierung, die übrigens eine sehr gute ist, die Trennung sich vollzogen hat. Die rechte Mesodermgruppe besteht nur aus sechs bis sieben nebeneinander liegenden Zellen, so daß die rechte Seite zum größten Teile nur Ectoderm und Entoderm besitzt. Dagegen reicht auf der andern Seite das Mesoderm von dem Primitivstreifen bis zum Schildrande und ist größtenteils zwei Zellen stark. Obwohl das Mesoderm der Entodermschicht fest anliegt, tritt die Grenze zwischen den beiden Zellformen scharf hervor. Das Entoderm ist eine dünne einzellige Schicht, deren längliche oder platte Zellkerne ziemlich weit voneinander liegen und heller gefärbt sind als die Mesodermzellen. Auf der rechten, mesodermfreien Seite liegen aber die Entodermzellen etwas näher zusammen und sind höher. Aus den zahlreich auftretenden karyolytischen Figuren im Ectoderm und Mesoderm dieses und der anliegenden Schnitte ist zu schließen, daß gerade in diesem Gebiete der beiden Keimblätter ein reges Wachstum herrscht. Das einschichtige Entoderm enthält nur verschwindend wenige Kernteilungsfiguren.



Textfig. 8.

In dem ersten Schnitte nach vorn ist die axiale Verdickung des Ectoderms völlig verschwunden; an ihrer Stelle bemerkt man eine kleine, rinnenförmige Einsenkung, die jedoch cranialwärts nicht mehr sichtbar ist. Die beiden Mesodermgruppen sind noch ungefähr in demselben Umfange und in derselben Lage vorhanden. Die Grenze nach der Entodermseite ist zwar nicht auffällig, aber auch nicht zweifelhaft. Die Ectodermscheibe ist in den ganzen vorderen Keimbezirk durch einen breiten Spaltraum von dem embryonalen Entoderm getrennt.

In den folgenden Schnitten haben beide Mesodermgruppen an Ausdehnung abgenommen. Sie liegen zwischen der Membran und der Entodermschicht fest eingeschlossen, aber trotzdem fällt es nicht schwer, in diesem Gebiete beiderlei Zellformen voneinander zu unterscheiden.

Unter dem Schildrande, wo das Mesoderm am kräftigsten entwickelt ist, hat sich ein feiner Spalt zwischen den beiden Keimschichten gebildet; median dagegen liegen, wie es ja regelmäßig der Fall ist, beide dicht aufeinander. Die rechte Mesodermzellgruppe besteht in dem dritten Schnitte nur noch aus drei oder vier Zellen, die mit dem Entoderm verschmolzen zu sein scheinen. An dieser Stelle ist zwar eine Kernteilungsfigur im Entoderm vorhanden, jedoch ist dieses nebenan ziemlich dünn und ohne Kernteilungsfiguren, so daß eine starke Vermehrung der Zellen nicht stattfindet. Cranialwärts wird auch die linke Mesodermgruppe kleiner und hebt sich nicht mehr so deutlich ab. Bei der ersten Betrachtung gewinnt man in der Tat den Eindruck, als ob man hier ein mehrschichtiges Entoderm vor sich habe. Doch tritt in verschiedenen Schnitten an einzelnen Stellen die Grenzlinie bestimmt hervor. So ist in dem vierten Schnitte das Entoderm noch deutlich einschichtig und die wenigen Kernteilungsfiguren, die hier vorhanden sind, lassen nicht auf eine Beteiligung des Entoderms an der Bildung von Mesodermzellen in der Randzone schließen.

Der siebente Schnitt enthält das Ende des peripheren Mesodermstreifens. Die äußersten Zellen zeigen, obwohl sie so dicht auf dem Entoderm liegen, als wenn sie mit ihm verwachsen wären, zweifellos den Charakter der Mesodermzellen, und außer der innigen Aneinanderlagerung der beiden Zellformen habe ich keinen triftigen Grund finden können, daß sie vom Ectoderm abstammen. Die angrenzenden Entodermzellen sind flach und liegen ziemlich weit auseinander. Auch bleibt das untere Keimblatt in den nächsten Schnitten auf der linken Seite dünn, während es auf der rechten dicker wird, da die Kerne größer sind und dichter zusammenrücken. Die Zellen liegen überall nur in einfacher Lage, und von der Bildung einer Protochordalplatte ist auch in dieser Keimscheibe nichts wahrzunehmen.

Bei der Untersuchung der Schnitte hinter dem Orientierungsschnitt fällt zunächst auf, daß das untere Keimblatt in dem ganzen hinteren Keimbezirk von dem Meso-Ectoderm des Primitivstreifens durch einen Spalt getrennt ist, der seitwärts allmählich verschwindet. In dem ersten Schnitte ist die Ectodermverdickung breiter und höher geworden und steht mit den beiden Mesodermschichten wieder im Zusammenhange. Die zahlreichen Kernteilungsfiguren im Mesoderm dieses Bezirkes bekunden, daß dasselbe sich durch Vermehrung der eigenen Zellen ausbreitet. Das Entoderm besteht, abgesehen von einer kurzen Strecke der rechten Seite, wo es eine körnige Auflagerung trägt, aus flachen, ziemlich weit auseinanderliegenden Zellen und ist deutlich vom Mesoderm geschieden. Von dem vierten Schnitte an beginnt das Ectoderm des Primitivstreifens sich abzuflachen und erhält eine flache Einsenkung, die sich in den folgenden Schnitten zur Primitivrinne ausbildet. Das mittlere Keimblatt nimmt caudalwärts nur langsam an Ausdehnung zu. Die linke Seite neben dem Primitivstreifen ist bis zum Schildrande mit einer ein bis zwei Zellen starken Mesodermschicht ausgestattet, während die rechte, breitere Seite in ihrem größeren Teile noch zweiblättrig ist. In dem sechsten Schnitte ist die rechte Mesodermschicht noch schmal und ihre dünne Randzone ruht auf dem Entoderm, ohne daß jedoch die Grenze verwischt wird. Vom Ectoderm ist die Schicht durch einen Spalt getrennt, in dem auf einer kurzen Strecke die Membran zu beobachten ist.

In den beiden folgenden Schnitten hat sich das Bild auf der rechten Seite wesentlich geändert, indem vom Primitivstreifen eine zwei Zellen starke Mesodermschicht ausgeht, die durch einen kleinen Zwischenraum vom Ectoderm geschieden ist und sich dann wieder mit ihm so innig vereint, daß eine Grenze zwischen den beiden Blättern nicht festzustellen ist. Aus diesen beiden Schnitten könnte man demnach schließen, daß die Mesodermflügel durch Abspaltung von der Unterseite des Ectodermschildes gebildet würden. Doch im neunten Schnitte finden wir wieder das bekannte Bild der Primitivstreifenregion. Der rechte Mesodermflügel ist neben der Achse, wie gewöhnlich, vom Ectoderm durch einen Spaltraum getrennt und ruht mit seiner dünnen Randzone auf der Entodermschicht. Die Primitivrinne wird in diesen Schnitten spitzwinklig und erhält zu beiden Seiten schwache Primitivwülste.

In dem elften Schnitte besitzen beide Mesodermflügel ungefähr die gleiche Dimension; die rechte Seite ist aber noch nicht bis zum Rande mit Mesodermzellen versehen, aber der folgende Schnitt ist bereits in seiner ganzen Breite dreiblättrig. In dem Spaltraum zwischen Mesoderm und Ectoderm ist die Membran sichtbar.

Die Primitivrinne wird in dem 13. Schnitte flacher und verschwindet in dem nächsten, während die Verbindung von Meso-Ectoderm erst in dem 15. Schnitte zu Ende geht. Der Primitivstreifen liegt in allen in Betracht kommenden Schnitten auf der linken Keimscheibenhälfte, so daß also der Schild asymmetrisch gebaut ist. Von einem Caudalknoten ist nichts zu erkennen.

Auch in diesem Embryonalschilde ist der Primitivstreifen nicht bis zu dem hinteren Rande entwickelt, obwohl die vier letzten Schnitte alle drei Keimblätter enthalten. Ectoderm und Mesoderm trennt ein breiter Zwischenraum, in dem die Membran scharf hervortritt. Mesoderm und Entoderm dagegen liegen aneinander, aber die Grenze zwischen beiden ist hier, wie überhaupt in der ganzen Primitivstreifenregion nirgendwo zweifelhaft.

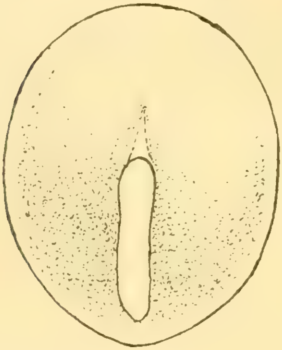
Keimblase 6 (*L*).

Im Vergleich zu den zuletzt beschriebenen Stadien zeigt diese Keimscheibe einen erheblichen Fortschritt in der Entwicklung des mittleren Keimblattes im vorderen Bezirk und zwar sowohl in der Randzone als auch median in der als Kopffortsatz bekannten Verlängerung des Primitivstreifens über den Primitivknoten nach vorn. Die Keimscheibe ist in 45 Schnitten enthalten. Der Primitivstreifenregion gehören 24 Schnitte an; den vorderen Keimbezirk bilden 21 Schnitte, so daß sich die beiden Gebiete an Größe nur wenig unterscheiden. In den beiden letzten Schnitten der Keimscheibe ist das Meso-Ectoderm in der Achse nicht miteinander verbunden, sondern wir haben hier noch drei getrennte Keimblätter. Das mittlere Keimblatt ist bereits über das hintere Ende des Schildes hinausgewachsen; es ist noch in zwei weiteren Schnitten zu beobachten. Die Ausbreitung des Mesoderms in dem vorderen Bezirk ist an der rekonstruierten Keimscheibe (Textfig. 9) zu erkennen, und die wichtigsten, feineren Verhältnisse der drei Keimblätter werden wir eingehend darlegen.

Den Schnitt, in dem das vorderste Ende des Primitivstreifens enthalten ist, werden wir hier wie auch in den folgenden Serien als Ausgangsschnitt wählen. Das Ectoderm und Mesoderm sind in der Achse noch miteinander verwachsen. Die scharfe Differenzierung der Zellformen deutet jedoch darauf hin, daß die Trennung der beiden

Keimblätter unmittelbar bevorsteht. Das obere Keimblatt ist in dieser Zone etwas verdickt. Eine Primitivgrube ist nicht vorhanden.

Der Primitivstreifen nimmt auch in dieser Keimscheibe eine asymmetrische Lage ein, und das Mesoderm ist zu beiden Seiten desselben wiederum ungleichmäßig entwickelt; die linke Seite ist die kürzere. Der Mesodermflügel ist neben der Achse zwei Zellen stark und nimmt dann bis zum Schildrande ganz allmählich ab. Seine Zellen sind locker angeordnet. Auf der rechten Seite haben wir zwei getrennt liegende Mesodermgruppen. Von dem Primitivstreifen ist nur eine kurze, dünne Mesodermschicht seitwärts gebildet; dann folgt eine mesodermfreie Strecke. Unter dem Rande des Ectodermschildes liegt die zweite Mesodermgruppe, die aus einigen großen und runden Zellen besteht und zwischen der Membran und dem Entoderm liegt, aber von dem letzteren durch einen feinen Spalt gesondert ist. Median adhäriert das Entoderm dem Mesoderm, ist aber selbst dort, wo es nach unten vorgebuchtet wird, deutlich als eine einfache Schicht zu verfolgen. Die Zellen sind ziemlich flach und stehen nicht dicht zusammen. Im Mesoderm und Ectoderm ist eine Anzahl Kernteilungsfiguren vorhanden.



Textfig. 9.

In dem ersten Schnitte nach vorn ist das äußere Keimblatt vom Mesoderm überall getrennt abgesetzt. Eine mediane Verdickung ist nicht gebildet; es sind aber hier noch mehrere Kerne in Teilung begriffen. Dagegen ist das Mesoderm in der Verlängerung des Primitivstreifens höher als in den seitlichen Partien. Diese Axialverdickung bleibt auch in den cranialwärts gelegenen Schnitten vorläufig noch bestehen und wird bekanntlich in der embryologischen Literatur als Kopffortsatz oder neurenterischer Strang bezeichnet. In diesem Schnitte zeigt sie einen linsenförmigen Querschnitt. An den beiden spitzen Seiten setzt sich das Mesoderm in einschichtiger Lage fort. Auf der rechten Seite ist es jedoch nur ein kurzer Anfang; dagegen wird es auf der kürzeren Seite bald zweischichtig und reicht in dieser Dicke bis zum Schildrande. Die Mesodermgruppe unter dem rechten Schildrande ist noch vorhanden und deutlich vom Entoderm abgegrenzt, wie überhaupt in den seitlichen Partien das untere Keimblatt sich gut abhebt. Median ist die Grenze an einigen Stellen zweifelhaft, aber eine Verwachsung ist nicht zu erkennen.

Der zweite Schnitt nach vorn ist in Fig. 23 abgebildet. Der Kopffortsatz hat zwar schon an Höhe abgenommen, ist aber in der Mitte noch zwei Zellen dick. Auf der rechten Seite scheint kein Mesoderm mehr vorhanden zu sein. Die linke Mesodermschicht hat nur wenig an Ausdehnung verloren. Neben dem Kopffortsatz rücken die Zellen weiter auseinander. Das Entoderm ist, obwohl es fest mit dem Mesoderm verklebt ist, genau abgrenzbar, da sowohl die Gestalt als auch die Färbung der beiden Zellformen verschieden ist. Auch in der mesodermfreien Zone weist das untere Keimblatt keine Besonderheiten auf, die auf eine Wucherung zur Bildung von Mesodermzellen schließen ließen. Kernteilungsfiguren kommen nur vereinzelt vor. Median ruht das obere Keimblatt auf dem mittleren, während es lateralwärts durch einen deutlichen Spalt von den unteren Keimschichten geschieden ist.

In den folgenden Schnitten wird das Mesoderm unmittelbar neben der Axialverdickung immer dünner, indem die Zellen weiter auseinander rücken, und dadurch gewinnt man den Eindruck, als ob der Zusammenhang zwischen dem Kopffortsatz und der peripheren, mehrschichtigen Mesodermmasse allmählich gelöst würde. Und so ist es auch wirklich, denn von dem vierten Schnitte an haben wir einen freien Kopffortsatz.

Über den Bau und die Organisation der Keimblätter in diesem Gebiete gibt uns der sechste Schnitt, der in Fig. 24 abgebildet ist, gute Auskunft. Der Ectodermschild hat sich bisher wenig geändert, hat aber an Breite verloren. In den Randpartien ist er noch stark abwärts gebogen, während er im Bereiche des Kopffortsatzes eine schwache Hervorwölbung zeigt. Von den darunterliegenden Zellschichten ist er durch die Membran geschieden, deren Querschnitt in der ganzen Schildbreite als feine Linie bemerkbar ist. In der Mitte des Schildes liegt frei zwischen Ectoderm und Entoderm eine Zellgruppe in einfacher Schichtung, es ist der Kopffortsatz. Die rechte Keimscheibenhälfte ist vollkommen mesodermfrei. Unter dem linken Schildrande ist der periphere Mesodermstreifen größtenteils noch zwei Zellen dick. Das Entoderm ist einschichtig. In den seitlichen Partien stehen die Zellen zwar näher zusammen, zeigen aber keine lebhafte Vermehrung. Vom Mesoderm ist es bestimmt abgrenzbar, obwohl beide Schichten, besonders in der Schildmitte, dicht aufeinander lagern.

Je weiter man nach vorn kommt, desto dünner und schmaler wird der Kopffortsatz und desto inniger wird sein Verhältnis zum Entoderm. In dem achten Schnitte sind median noch zwei oder drei Zellen vorhanden, während in dem folgenden solche mit Gewißheit nicht mehr zu erkennen sind. Kernteilungsfiguren sind im Kopffortsatz wiederholt zu beobachten. Die dünnen Ränder des Kopffortsatzes und der peripheren Mesodermschicht liegen dem Entoderm so dicht auf, als wenn sie miteinander verwachsen wären. Das Entoderm ist in der mesodermfreien Zone nur eine Zelle stark; die Kerne stehen durchaus nicht dicht gedrängt, wie es an andern Stellen mitunter der Fall ist. Kernteilungsfiguren sind im Entoderm nicht zahlreicher als in der dünnen Mesodermschicht vorhanden. In der mesodermfreien Zone beobachtet man in der Nähe der peripheren Schicht auf dem Entoderm vereinzelte Zellen, die zwar den Charakter der Mesodermzellen tragen, aber mit dem Mesoderm nicht in Verbindung zu stehen scheinen. Doch ist es zweifellos, daß diese Zellen durch lang ausgezogene Protoplasmafäden, die zwischen der Membrana prima und dem Entoderm nicht zu erkennen sind, mit dem übrigen Mesoderm zusammenhängen und cranialwärts vorgeschoben sind. Für die entodermale Abstammung spricht nur die innige Lage.

In den Schnitten unmittelbar vor dem Kopffortsatz ist median das Entoderm nicht im geringsten verdickt. Der elfte Schnitt enthält das vorderste Ende des peripheren Mesodermstreifens. Das Entoderm ist in dieser Zone zwar etwas stärker ausgebildet, aber es ist mit Sicherheit nicht zu erkennen, daß es Material abgibt zur Bildung des mittleren Keimblattes.

Die übrigen cranialwärts gelegenen Schnitte bestehen nur als Ectoderm und Entoderm. Durch die starke Krümmung des ersteren ist ein breiter Spaltraum zwischen den beiden Blättern entstanden. Im 15. Schnitte bildet das äußere wieder eine ebene Zellplatte, die in der Mitte eine Anzahl locker angeordneter, runder Zellen trägt. Das Entoderm scheint in den allerersten Schnitten der Keimscheibe aus mehreren Lagen Zellen zu bestehen, aber eine sorgfältige Betrachtung zeigt, daß es sich nur um eine ungünstige Schnittrichtung handeln kann. In den ersten Schnitten nach dem Orientierungsschnitt wird der Primitivstreifen höher und breiter. Eine Primitivgrube ist nicht gebildet. In der ganzen Primitivstreifenregion ist das Ectoderm stark gekrümmt und von dem Mesoderm, abgesehen von der medianen Verwachsungszone, durch einen mehr oder minder breiten Spaltraum getrennt. Das Mesoderm gewinnt zwar an Ausdehnung und Umfang, aber das periphere Mesoderm der rechten Seite tritt zunächst noch nicht mit dem Primitivstreifen in Verbindung. Im Ectoderm und

Mesoderm sind in diesem Gebiete zahlreiche Mitosen vorhanden. Das untere Keimblatt liegt sowohl median wie lateral den Mesodermzellen dicht an, ist aber bestimmt als einzellige Schicht zu verfolgen.

In dem dritten Schnitte beginnt der Knoten sich abzuflachen, und es erscheint in den folgenden Schnitten auf dem Primitivstreifen eine seichte Einkerbung, die sich caudalwärts zur Primitivrinne ausbildet.

Die beiden Mesodermgruppen der rechten Seite vereinigen sich im sechsten Schnitte, so daß von hier ab der Schild in seiner ganzen Breite alle drei Keimblätter aufweist. Neben dem Primitivstreifen hat das mittlere eine Dicke von zwei bis drei Zellen, in den seitlichen Partien nimmt es ganz allmählich ab und endet unter dem Schildrande mit einer dünnen Zellenlage. Die Anlagerung des Entoderms an das Mesoderm ist äußerst innig, besonders in der peripheren Zone, wo sich die starke Krümmung des Embryonalschildes besonders bemerkbar macht. Die Primitivrinne wird breiter und erhält einen runden Boden; zu beiden Seiten entstehen schwache Andeutungen von Primitivfalten. Im neunten Schnitte hat sie ein muldenförmiges Aussehen und bewirkt eine Vorbuchtung des Meso-Ectoderms gegen das Keimblaseninnere.

Im zehnten Schnitte wird das Ectoderm im Primitivstreifen noch höher und schiebt sich in Form eines keilförmigen Zapfens zwischen die Zellen des Mesoderms, gerade als ob es die beiden Mesodermflügel auseinandertreiben wollte. Die Zellen der beiden Blätter heben sich ziemlich scharf voneinander ab. In den nächsten Schnitten ändert sich das Bild. Die beiden Blätter sind wieder durch Zellen von verschiedener Gestalt miteinander verwachsen. Im zwölften Schnitte beobachtet man zwischen den Mesodermzellen des Primitivstreifens ein kleines Lumen, das im folgenden bereits wieder verschwunden ist. Neben der Achse besitzt das Mesoderm auf beiden Seiten ungefähr die gleiche Mächtigkeit und behält auf der schmalen Seite dieselbe Höhe bis zum Schildrande, während es sich auf der breiten Seite nach und nach verjüngt.

Im zwölften Schnitte geht der runde Boden der Primitivrinne in einen spitzwinkligen über. Die Primitivfalten bleiben zunächst noch in derselben Ausdehnung bestehen, und im übrigen bringen die folgenden Schnitte im wesentlichen nichts Neues. Die Schildbreite nimmt schnell ab, und zugleich wird auch der Primitivstreifen schmaler.

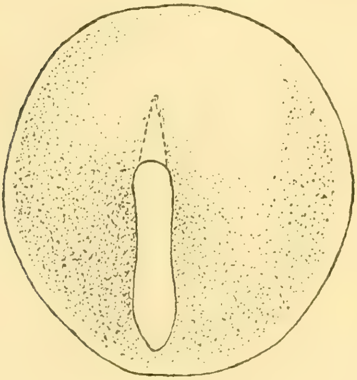
Alsdann schwillt in den Schnitten 20 und 21 das mittlere Keimblatt mächtig an; die Zellen liegen sehr locker, wahrscheinlich ist hier der Caudalknoten in Bildung begriffen. Die Primitivrinne wird flacher und verschwindet in den folgenden Schnitten.

In den drei letzten Schnitten der Serie ist das Meso- und Ectoderm nicht mehr in der Achse verwachsen, sondern wir haben drei getrennte Keimblätter. Das Entoderm liegt wie bisher dem Mesoderm dicht auf, ist aber überall als einzellige Schicht abgrenzbar.

Das mittlere Keimblatt ist bereits über den hinteren Rand des Embryonalschildes hinausgewachsen. Es ist in den folgenden Schnitten noch vorhanden, aber wegen der starken Krümmung nicht überall vom Entoderm zu unterscheiden.

Keimblase 7 (*A*).

Ein etwas älteres Stadium ist in 49 Schnitten enthalten, von denen 19 den vorderen Keimbezirk der Area embryonalis bilden. Bei der Betrachtung der rekonstruierten Keimscheibe (Textfig. 10) fällt uns gegenüber dem vorigen Stadium auf, daß sich das mittlere Keimblatt fast über die ganze vordere Region ausgebreitet hat.



Textfig. 10.

Was die Fixierung betrifft, so muß ich erwähnen, daß sich Pikrinsublimat-Lösung in diesem Falle nicht so gut bewährt hat. Der Ectodermschild hat sich nämlich an den Umschlagsrändern größtenteils losgelöst und ist mehrfach gebogen (Fig. 25). Die Organisation und Gestalt der Keimblätter sind aber trotzdem deutlich zu erkennen. Gefärbt wurde diese Serie mit Bömerscher Flüssigkeit und die Zellen haben eine bräunliche Färbung angenommen.

In dem ersten Schnitte durch das vordere Ende des Primitivstreifens finden wir ähnliche Verhältnisse wie in der letzten Schnittserie. Der Primitivstreifen liegt wieder asymmetrisch in der Keimscheibe, und das mittlere Keimblatt ist infolgedessen ungleichmäßig entwickelt. Der Primitivknoten springt nicht nach außen, wohl aber nach innen vor und liegt hier wie in einer Einbiegung des Entoderms. Auf dem Knoten macht sich noch eine rinnenförmige Vertiefung bemerkbar, die in den cranialwärts gelegenen Schnitten sich alsbald ausgleicht und verschwindet. In den seitlichen Spalträumen zwischen

Ectoderm und Mesoderm ist die Membran noch größtenteils als Scheidewand erhalten. Der linke Mesodermflügel dehnt sich bis zum Schildrande aus und zeigt eine lockere Anordnung der Zellen, die neben dem Knoten in einfacher, peripher in doppelter Lage stehen. Auf der rechten etwas breiteren Seite finden wir wieder zwei getrennte Zellgruppen des mittleren Keimblattes. Vom Knoten aus geht zunächst nur eine kurze, dünne Zellschicht seitwärts, die dem Entoderm dicht aufliegt. Die beiden Schichten lassen sich aber gut voneinander unterscheiden, da die Mesodermzellen einen dunkleren Farbenton aufweisen. Die zweite Mesodermgruppe dieser Seite ragt zum Teil über den Schildrand hinaus. Es ist jedoch zweifellos sicher, daß im frischen Zustande sämtliche Zellen des Streifens unter dem Ectodermschilde gelegen waren. In den folgenden, cranialwärts gelegenen Schnitten wird der Streifen schmaler, bis er in dem zwölften Schnitte vor dem Ausgangsschnitte zu Ende geht. Vom Entoderm hebt er sich in seiner ganzen Ausdehnung deutlich ab, wie überhaupt die Sonderung des Entoderms in der Randzone dieser Keimscheibe recht augenfällig ist, während in der Mitte des Schildes die Verhältnisse inniger gestaltet sind.

In dem ersten Schnitte nach vorn ist das Ectoderm auch in der Achse vom Mesoderm geschieden. Der Kopffortsatz fällt als mediane Verdickung sofort auf, buchtet das Entoderm nach unten vor, ist aber mit ihm nicht untrennbar verwachsen. Kernteilungsfiguren sind in dieser Region sowohl im Ectoderm als auch im Mesoderm wiederholt, im Entoderm aber nur selten sichtbar.

Um von dem Aufbau und den Verhältnissen der Keimblätter in dem Bezirke vor dem Knoten ein genaues Bild zu geben, ist der dritte Schnitt in Fig. 25 zur Abbildung gebracht. Das mittlere Keimblatt hat bereits erheblich an Umfang verloren. Der Kopffortsatz besitzt an seiner höchsten Stelle noch etwa drei Zellen. Vom Ectoderm ist er, abgesehen von der Membrana prima, durch einen Spalt geschieden, dagegen wird das Entoderm von ihm gegen das Innere der Keimblase vorgewölbt, es bleibt aber als einzellige Schicht erkennbar. Die linke Seite neben dem Kopffortsatz ist in ihrer ganzen Ausdehnung dreiblättrig. Das mittlere Keimblatt ist in der Nähe des Schildrandes zwei bis drei Zellen stark, und wird schildeinwärts ganz allmählich dünner. In der Nähe des Kopffortsatzes stehen die Zellen ziemlich weit auseinander, so daß es den Anschein hat, als ob auch in dieser Keimscheibe wieder eine mesodermfreie Zone zwischen dem Kopffortsatz und der peripheren Mesodermschicht zustande käme. Auf der rechten Seite besitzt der Kopffortsatz nur noch eine kurze, dünne

Mesodermschicht, die, wie vorhin, dem Entoderm sehr dicht aufliegt. Der periphere Mesodermstreifen liegt in diesem Schnitte fast ganz außerhalb des Schildbereiches. Auffallend ist seine scharfe Sonderung vom Entoderm, während in dem übrigen Teile beide Keimblätter sehr fest aneinander haften, so daß man von einigen Zellen, die auch in der Abbildung zu erkennen sind, nicht mit absoluter Sicherheit sagen kann, zu welchem Keimblatte sie gehören. In der mesodermfreien Zone der rechten Seite ist das Entoderm dicker, da höhere Zellen dichter zusammenstehen. Die geringe Anzahl der Kernteilungsfiguren spricht nicht für ein reges Wachstum.

In den folgenden Schnitten wird die Ausdehnung und Dicke des mittleren Keimblattes immer geringer; es bleibt unter dem linken Schildrande noch mehrschichtig. Auch der Kopffortsatz verliert erheblich an Dimension. Die Mitosen, die man in diesem Gebiete, z. B. im sechsten Schnitte bemerkt, beweisen, daß er durch Vermehrung der eignen Zellen wächst. Das Entoderm wird von ihm nur noch wenig vorgewölbt, bleibt aber mit ihm innig verbunden. Ein Unterschied in der Form und Färbung der Zellen ist nicht zu erkennen, so daß die Grenze an einigen Stellen zwischen Kopffortsatz und Entoderm zweifelhaft bleibt. Soweit das untere Keimblatt aber bestimmt abzugrenzen ist, wird es von niedrigen, in einfacher Lage stehenden Elementen gebildet; lateralwärts wird es höher. Unter dem linken Schildrande wird die Trennung des Entoderms vom Mesoderm vollständiger, indem sich hier ein feiner Spalt bildet, der auch in den folgenden cranialwärts gelegenen Schnitten erhalten bleibt.

Weiter nach vorn ist der Kopffortsatz als eine mediane Verdickung im Mesoderm nicht mehr wahrzunehmen. Eine mesodermfreie Zone ist auf der linken Seite nicht vorhanden; die Zellen sind median zwar locker gelagert, aber sie bilden doch eine zusammenhängende Zellplatte. In dem siebenten Schnitte liegt median eine vereinzelte Zelle auf dem Entoderm, die den Typus der Mesodermzellen, mit denen sie aber nicht in Verbindung zu stehen scheint, trägt und sich deutlich von den angrenzenden Entodermzellen abhebt. Wucherungserscheinungen im Entoderm sind nicht zu erkennen.

Der folgende Schnitt zeigt in der Verlängerung des Kopffortsatzes keine Zellen zwischen der Membran und dem Entoderm, während in dem neunten an dieser Stelle wieder zwei oder drei das Entoderm zu verdicken scheinen. Das untere Keimblatt ist in dieser Zone wie vorhin dünn; die Zellen liegen ziemlich weit auseinander. Keine Erscheinung weist mit Bestimmtheit daraufhin, daß das Entoderm in diesem Gebiete Mesodermzellen produziert. Die Mesodermplatte der linken Seite zeigt in der Randzone des Schildes immer noch eine doppelte Zellenlage und ist vom Entoderm, das hier ebenfalls mehrschichtig ist, durch einen feinen Spalt deutlich geschieden. Nach der Mitte des Schildes zu wird das Entoderm wieder einzellig und legt sich an das Mesoderm, von dem es aber bis auf einige Punkte stets abgrenzbar ist. Auf der rechten Seite hat das untere Keimblatt den vorhin geschilderten Charakter noch beibehalten. In dem neunten und zehnten Schnitte kommt es an einer Stelle zu einer warzenartigen Verdickung nach dem Innern der Keimblase. In der folgenden Zone scheint das Entoderm infolge der starkgebogenen Keimscheibe ungünstig getroffen zu sein, sobald nämlich weiter cranialwärts dieselbe eben wird, bildet es wieder eine dünne Membran, in der die einzelnen Kerne geringe Verdickungen hervorrufen.

Obwohl das Ectoderm in den folgenden Schnitten erheblich an Breite abnimmt, behält die Mesodermschicht auf der linken Seite fast dieselbe Ausdehnung. So sehen wir, daß im 18. Schnitte, der in Fig. 26 wiedergegeben ist, der größere Teil des Schildes dreiblättrig ist. Die rechte Seite ist vollkommen mesodermfrei, und das untere Keimblatt besteht aus einer Zellenreihe. In den Schnitten des vorderen Keimscheibengebietes ist die Grenze zwischen Mesoderm und Entoderm nur an wenigen Punkten zweifelhaft. Im Mesoderm sind wiederholt Kernteilungsfiguren zu beobachten. Zwar sind solche auch im Entoderm vorhanden, aber nicht in einer solchen Anzahl, daß von einer Wucherung die Rede sein kann.

Das mittlere Keimblatt hat sich bereits über das vordere Ende der Keimscheibe ausgedehnt. In vier weiteren Schnitten, in denen Ectoderm nicht mehr vorhanden ist, beobachtet man nämlich noch Mesodermzellen zwischen der Membran und dem Entoderm.

Die Schnitte durch das Gebiet des Primitivstreifens zeigen in den wesentlichen Punkten dieselben Verhältnisse wie die vorige Keimscheibe. Die linke Seite ist in der ganzen Ausdehnung des Schildes schmaler als die rechte Seite, da der Primitivstreifen sich caudalwärts immer mehr dem linken Schildrande nähert.

Die beiden ersten Schnitte nach dem Orientierungsschnitte unterscheiden sich von diesem nur darin, daß der Primitivknoten und das mittlere Keimblatt stärker entwickelt sind. Das Entoderm zieht scharf abgegrenzt unter dem Primitivknoten wie überhaupt unter dem ganzen Primitivstreifen hinweg und ist hier niedriger als in der Randzone des Schildes. Auf der linken Seite, die in dem ganzen caudalen Gebiete dreiblättrig ist, läßt sich das Entoderm leicht abgrenzen.

Die rechte, breitere Seite verdient eine genauere Betrachtung. Die beiden Mesodermgruppen gewinnen zwar an Ausdehnung, vereinigen sich aber zunächst noch nicht. Ich habe an keiner Stelle den Beweis gefunden, daß die Bildung des peripheren Mesodermstreifens auf Kosten des Entoderms erfolgt.

In dem sechsten Schnitte nach hinten bildet das mittlere Keimblatt von der Achse bis zum Schildrande ein geschlossenes Zellenlager. Neben dem Primitivstreifen ist es eine Zelle dick, peripher wird es stärker. Mehrere Kernteilungsfiguren weisen darauf hin, daß es sich durch ein bedeutendes Eigenwachstum ausbreitet. Durch einen etwas dunkleren Farbenton, sowie durch die rundliche, vollere Gestalt unterscheiden sich die Mesodermzellen von denen des Entoderms, denen sie fest aufliegen. In der Randzone ist die Sonderung der beiden Keimschichten deutlicher. Es ist noch zu betonen, daß in dem vorhergehenden Schnitte zwischen der peripheren und der medianen Mesodermschicht wiederum einige Zellen auf dem Entoderm liegen, die in ihrem Charakter mit den Mesodermzellen übereinstimmen und sich so von den flachen Entodermzellen ziemlich scharf abheben. Es ist kein zwingender Grund vorhanden, anzunehmen, daß diese Zellen im Entoderm entstanden und nachträglich ausgeschaltet seien.

Caudalwärts wird das Mesoderm neben dem Primitivstreifen nach und nach dicker. Vom Entoderm ist es im allgemeinen genau abzugrenzen; nur an den Stellen, wo der Keimschild stark gebogen ist, wird die Grenze zweifelhaft. Es scheint, als wenn hier das Entoderm mehrschichtig sei und mit dem Mesoderm im Zusammenhange stände. Sobald aber die Krümmung des Schildes verschwindet, wird das Bild wieder klarer.

Der Primitivstreifen geht im 24. Schnitte vom Ausgangsschnitte zu Ende und liegt in seinem hinteren Teile ganz in der Nähe des linken Schildrandes.

In den vier letzten Schnitten der Keimscheibe liegen die drei Keimblätter getrennt. Das mittlere hat sich noch nicht über den hinteren Schildrand ausgedehnt.

Die rinnenförmige Vertiefung auf dem Primitivknoten wird in dem nachfolgenden Gebiete tiefer und breiter, so daß mehrere Schnitte eine schön ausgebildete Primitivrinne zeigen, die von schwachen Primitivfalten begrenzt wird. Sie verschwindet zugleich mit dem Primitivstreifen.

Keimblase 8.

Die beiden letzten Keimblasen, die wir für eine eingehende Untersuchung verwerten wollen, stammen wieder von einem Muttertiere. Was das Alter anbetrifft, so zeigt die Untersuchung der Serien, daß sie ungefähr auf der gleichen Entwicklungsstufe stehen, wie die an der vorletzten Stelle beschriebene. Ich habe die Keimblasen aber aus verschiedenen Gründen, die wir im Folgenden kennen lernen, bis zum Schluß zurückgestellt.

Als Fixierungsflüssigkeit war Eisessigsublimat benutzt worden. Der Embryonalschild ist in beiden Fällen stark gekrümmt und enthält mehrere Längsfurchen und Falten. Doch sind die Bilder der Serien recht klar und deutlich. Das Ectoderm ist, abgesehen von der Verwachsungszone im Primitivstreifen, durch einen breiten Zwischenraum von dem Mesoderm getrennt. Die körnige Auflagerung auf der Membran bekundet wieder, daß der Spaltraum zwischen den Keimblättern ursprünglich nicht in diesem Umfange bestanden hat.

In der Gestalt und Entwicklung des mittleren Keimblattes zeigen die beiden Keimscheiben eine übereinstimmende Ähnlichkeit. Die Lagerung der Mesodermzellen hat sich besonders im Primitivbereich stark gelockert, eine Erscheinung, die nur auf die Reagenswirkung zurückzuführen ist. Die Beziehungen der drei Keimblätter zueinander kann man mit Sicherheit feststellen, und es ist überall bestimmt anzugeben, ob sie getrennt oder verwachsen sind. Obwohl die Serien genau in derselben Weise wie die übrigen mit Hämatoxylin-Eosin behandelt wurden, sind die Schnitte tief blau gefärbt, und so heben sich besonders die Mesodermzellen durch einen dunkleren Farbenton von denen des unteren Keimblattes ab.

Von den beiden vorhergehenden Keimscheiben unterscheiden sie sich wesentlich dadurch, daß der Kopffortsatz nicht als ein verdickter und deutlich abgesetzter axialer Strang im Mesoderm auftritt. Genaueren Aufschluß über die Verhältnisse geben uns wieder die Abbildungen.

Die zunächst zu beschreibende Keimscheibe zählt 34 Schnitte. Noch nicht die Hälfte davon, nämlich nur 16 gehören dem hinteren Keimbezirk an. Der Primitivstreifen geht nicht bis an das Ende der Keimscheibe, sondern das Meso-Ectoderm ist nur in elf Schnitten miteinander verwachsen.

Im Orientierungsschnitte fällt uns sofort die starke Krümmung des Ectodermschildes auf. Die Oberfläche zeigt mehrere Vertiefungen und Falten. Die Anordnung der Zellen im Ectoderm ist uns aus den andern Serien bekannt. Der Primitivknoten liegt auf der rechten Seite der Längsachse des Embryonalschildes und springt nach unten und oben vor. Eine Primitivgrube trägt er nicht, dagegen bemerkt man zu beiden Seiten eine seichte Vertiefung der Oberfläche. Der Primitivknoten ist mit dem mittleren Keimblatte, das in dieser Region aus zwei bis drei Zellschichten von runden, locker gelagerten Zellen gebildet wird, nur noch leicht verbunden. Während das Mesoderm auf der rechten Seite bis zum Schildrande sich gleichmäßig ausdehnt, bildet es auf der linken, längeren Seite nur eine schmale, steil abfallende Schicht. Durch die dunklere Färbung der Mesodermzellen wird die Abgrenzung des unteren Keimblattes an den Stellen, wo beide Blätter dicht miteinander verklebt sind, erleichtert. Das Entoderm ist in der ganzen Breite des Schildes nur eine Zellenlage dick und besteht aus großen runden Zellen, die median nicht so nahe zusammenstehen wie peripher. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß es auf beiden Seiten dieselbe Beschaffenheit und Anordnung zeigt, ganz gleich ob Mesodermzellen entwickelt sind oder nicht.

Die Membrana prima geht von dem Entoderm der mesodermfreien Zone auf die äußersten Zellen der dünnen Mesodermschicht über.

Wir wollen nun zunächst die Verhältnisse in dem hinteren Keimscheibenteile darlegen. Der Primitivknoten ist in den beiden folgenden Schnitten noch zu erkennen, in dem dritten flacht er sich ab, und es zeigt sich eine rinnenförmige Vertiefung. Eine ausgeprägte Primitivrinne ist in dieser Keimscheibe nicht vorhanden; es sind zwar in einigen Schnitten auf der breiten Verwachsungszone von Meso-Ectoderm zwei Furchen zu beobachten, von denen die eine sich alsbald ausgleicht, während die andre in wechselnder Tiefe und Gestalt bis gegen das Ende des Schildes erhalten bleibt. Auf der rechten Seite bleibt das mittlere Keimblatt in derselben Ausdehnung wie im Ausgangsschnitt bestehen und ist vom Entoderm gut abgesetzt. Dagegen breitet sich die linke Mesodermschicht zwischen der Membran und dem Entoderm peripher weiter aus, ohne aber zunächst höher zu werden. Sehr beachtenswert ist es, daß das Mesoderm in der Randzone aus länglichen Zellen besteht, deren Längsachse der Entodermschicht parallel gerichtet ist, und daß es nicht wenige Kernteilungsfiguren enthält. Auch in dieser Keimscheibe können wir wieder mehrere Zellen auf dem Entoderm beobachten, die, obwohl sie in unmittelbarer Nähe der Mesodermplatte liegen, doch nicht mit dieser im Zusammenhange zu stehen scheinen. Für die entodermale Abstammung derselben spricht zwar die Lage, aber in ihrer Gestalt und Färbung gleichen sie vollkommen den Mesodermzellen. Die Sonderung des Entoderms ist mitunter recht deutlich, so z. B. in dem vierten Schnitte.

In den folgenden Schnitten wird der Primitivstreifen breiter und zugleich auch höher und zwar hauptsächlich dadurch, daß das Mesoderm erheblich an Zellmaterial gewinnt. Die Mesodermzellen sind in dieser Region sehr locker angeordnet. Der Primitivstreifen verlagert sich caudalwärts immer mehr nach dem rechten Schildrande. Das Entoderm erscheint dort, wo der Ectodermschild besonders stark gekrümmt ist, wieder verdickt, während er sonst als einzellige Schicht zu verfolgen ist.

Von dem siebenten Schnitte an ist die Keimscheibe in ihrer ganzen Breite dreiblättrig. Der rechte Mesodermflügel ist wegen der asymmetrischen Lage des Primitivstreifens schmal. Im zehnten Schnitte geht der Primitivstreifen zu Ende, und von da ab haben wir wieder drei getrennte Keimblätter. Mesoderm und Entoderm liegen dicht aneinander. In den beiden letzten Schnitten kann man nur noch Ectoderm und Entoderm unterscheiden.

Die linke Seite des vorderen Keimbezirkes ist noch vollkommen zweiblättrig. In den ersten Schnitten vor dem Ausgangsschnitte ist das Mesoderm in der Verlängerung des Primitivstreifens nur wenig verdickt, und zwar ist es unter dem rechten Schildrande zwei bis drei Zellen stark und nimmt dann bis zur Mitte des Schildes ganz allmählich ab. Je weiter man bei der Untersuchung nach vorn kommt, um so fester findet man die Zellen wieder zusammengefügt. Zugleich wird die Schicht cranialwärts schmaler und niedriger, doch bleibt sie in der Randzone vorläufig noch zwei Zellen dick. Nach der Mitte des Schildes zu beobachtet man wieder längliche, dem Entoderm parallel gerichtete Zellen und wiederholt Kernteilungsfiguren, so daß es feststeht, daß sich das mittlere Keimblatt auch in dem vorderen Gebiete durch Vermehrung des eignen Zellmaterials ausbreitet.

Das Entoderm zeigt in diesem Bezirke im großen und ganzen ähnliche Verhältnisse wie im Orientierungsschnitte. In der Randzone ist es deutlich geschieden und besteht aus hohen, rundlichen Zellen; median ist die Beziehung zu dem Mesoderm inniger, die Zellen werden spindelförmig und stehen nicht so nahe zusammen wie peripher. Obwohl die Mesodermzellen, wie bereits erwähnt ist, dunkler tingiert sind, so ist doch nicht zu leugnen, daß man von einigen Zellen nicht mit voller Sicherheit angeben kann, ob sie dem Entoderm oder Mesoderm angehören. Abgesehen von diesen wenigen Zellen, ist das Entoderm einschichtig und von einer Wucherung desselben kann auch hier nicht die Rede sein.

Der periphere Mesodermstreifen endet im vorletzten Schnitte nahe dem rechten Schildrande. Der erste Schnitt der Keimscheibe besteht nur aus Ectoderm und dem einzelligen Entoderm.

Keimblase 9.

Die letzte Serie, die wir verwerten wollen, zählt 37 Schnitte. Sie unterscheidet sich von der vorigen dadurch, daß der vor dem Primitivknoten gelegene Teil des Embryonalschildes erheblich kürzer ist als der nachfolgende. Von den 24 Schnitten der caudalen Region ist nur in 14 das Ecto-Mesoderm in der Achse verwachsen. In dieser Keimscheibe nimmt der Primitivstreifen eine recht eigentümliche Lage ein; mit seinem vorderen Teile liegt er in der Nähe des rechten Schildrandes, caudalwärts verlagert er sich allmählich nach der Mitte des Schildes.

Von den Falten, die im Orientierungsschnitte zu beobachten sind, ist für uns die von Bedeutung, die in der Nähe des rechten Schildrandes liegt. Unter derselben ist das Ectoderm mit dem Mesoderm in einer schmalen Zone verwachsen und weit in das Keimblaseninnere vorgebuchtet. Die Zellen des mittleren Keimblattes zeigen denselben Charakter wie die der letzten Serie. Im Primitivstreifen ist das Mesoderm zwei Zellen dick. Auf der rechten Seite besteht es bis zum Schildrande nur aus einigen Zellen. Dagegen verjüngt sich die linke Seite nach und nach und endet, fest zwischen der Membran und dem Entoderm liegend, unter der Mitte des Schildes. Die Entodermzellen stehen in der Randzone in doppelter Lage, sind aber vom Mesoderm durch einen Spalt geschieden. Median wird das Entoderm einschichtig und legt sich innig an die dünn auslaufende Mesodermschicht an. In der mesodermfreien Zone der linken Seite dagegen erscheint es dicker, weil die Zellen näher zusammenstehen; unter dem linken Schildrande ist es aber wieder niedriger.

In den nach hinten sich anschließenden Schnitten ändert sich das Bild zunächst nur wenig, da ein Primitivknoten nicht hervortritt. Ebenso fehlt eine schön ausgeprägte Primitivrinne. Der Primitivstreifen gewinnt caudalwärts an Ausdehnung und rückt von dem rechten Schildrande nach der Mitte. Doch ist im zehnten Schnitte die linke Seite, die peripher auch jetzt noch keine Mesodermzellen besitzt, breiter als die rechte. Die Sonderung des Entoderms ist in einigen Schnitten recht klar, in andern dagegen erscheint die Grenze stellenweise wieder infolge der starken Krümmung des Ectodermschildes zweifelhaft.

Bei der ersten Betrachtung des zehnten und elften Schnittes glaubt man das Vorhandensein eines peripheren, im Entoderm gelegenen Bildungsherdes des mittleren Keimblattes annehmen zu müssen. Es liegen nämlich in der Nähe des linken Schildrandes unter der Membran mehrere Zellen dicht auf dem Entoderm. Mit der Mesodermanlage des Primitivstreifens in den beiden Schnitten stehen sie nicht in Verbindung, tragen aber zweifellos den Charakter der Mesodermzellen. Der 13. Schnitt ist nun in seiner ganzen Breite dreiblättrig. Diese Tatsache rechtfertigt die Annahme, daß jene peripheren Zellen mit der Mesodermplatte im Zusammenhang stehen und von dieser cranialwärts vorgeschoben sind. Kernteilungsfiguren sind in dem Mesoderm der caudalen Region nicht selten.

Von dem 14. Schnitte ab sind alle drei Keimschichten wieder getrennt. Der gebogene Ectodermschild liegt durch einen breiten Zwischenraum gesondert, während die beiden andern Blätter dicht aufeinander ruhen. Was das mittlere Keimblatt anbetrifft, so ist noch zu erwähnen, daß die Zellen wieder dicht angeordnet sind. Der letzte Schnitt der Keimscheibe ist noch zweiblättrig.

Die Schnitte vor dem Ausgangsschnitte besitzen nur auf der rechten Hälfte des Schildes eine Mesodermschicht, die in der Nähe des Randes, also in der Verlängerung des Primitivstreifens zwei bis drei Zellen dick ist, nach der Mitte des Schildes zu beständig abnimmt und zugleich auch in innigere Beziehung zum Entoderm tritt, so daß es vielfach den Anschein hat, als ob die beiden Keimblätter ineinander übergingen. In mehreren Schnitten ist jedoch die Sonderung des einzelligen Entoderms augenfällig, so z. B. in den Schnitten 5 und 6 (Fig. 25 u. 26), in denen die Mesodermschicht median nicht so dünn ausläuft. Anderseits sind auch hier bis auf wenige Ausnahmen die Zellen der beiden Keimblätter an ihrer Gestalt und Färbung zu erkennen, und ebensowenig wie in der letzten Keimscheibe ist hier eine Differenzierung des unteren Keimblattes in Mesoderm und Entoderm festzustellen.

In den ersten Schnitten der Keimscheibe nimmt die Mesodermschicht an Breite nicht in demselben Maße ab wie der Ectodermschild. Vielmehr scheint sie sogar an Ausdehnung zu gewinnen, denn die beiden ersten Schnitte der Keimscheibe sind vollständig dreiblättrig.

Zusammenfassung der erhaltenen Resultate über die Mesodermentwicklung beim Igel.

In einem früheren Kapitel wurde der Bau der zweiblättrigen Keimblase eingehend dargelegt, wobei insbesondere die Verhältnisse der beiden Keimblätter des Embryonalschildes, des Ectoderms und Entoderms berücksichtigt wurden. Es erübrigt nun noch, die bei der Untersuchung der Serien gemachten Beobachtungen über die weiter sich abspielenden Entwicklungsvorgänge innerhalb der Keimscheibe zusammenzustellen, um uns die Entwicklung dieser Periode, der zweiten Phase der Gastrulation, im Zusammenhange klar zu machen. Ich werde dabei gleichzeitig in den wichtigsten Punkten einen kurzen Vergleich mit den bei andern Säugetieren erhaltenen Resultaten anschließen. Auf die zahlreichen Untersuchungen, die sich mit dem Problem der Mesodermentwicklung bei den Säugern befassen, glaube ich nicht näher eingehen zu brauchen, da bereits Petermann eine Übersicht der einschlägigen Literatur angegeben hat; im übrigen verweise ich auf die Abhandlung Keibels: »Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines (*Sus scrofa domesticus*) 1894« (71), in welcher der Verfasser die Angaben früherer Forscher über die Entstehung des mittleren Keimblattes prüft und mit seinen Befunden vergleicht.

Von ganz hervorragendem Interesse sind die beiden jüngsten Keimblasen, die beschrieben worden sind, da ihre Entwicklungszustände sowohl für die Bildung des Primitivstreifens als auch für die Mesodermentwicklung von grundlegender Bedeutung sind. Stellen wir zunächst noch einmal kurz die wichtigsten Eigentümlichkeiten der beiden Keimscheiben zum Vergleiche nebeneinander: Von den 16 Schnitten der ersten Keimscheibe zeigen drei unmittelbar neben der Medianlinie eine nach dem Entoderm vorspringende Wucherung im Ectoderm (Fig. 8), es sind dies die Schnitte acht bis zehn. Alle übrigen Schnitte der Serie, sowohl die vorhergehenden wie die nachfolgenden, haben den Charakter der zweiblättrigen Keimblase noch vollkommen bewahrt.

In der zweiten Keimscheibe bildet die Ectodermwucherung (Fig. 9) bereits ein streifenförmiges Gebilde, das in sechs Schnitten zu beobachten ist. Die sechs caudalwärts gelegenen und die 14 Schnitte, die den vorderen Keimbezirk des Schildes darstellen, bieten in den Grundzügen keinerlei Abweichung von der früher geschilderten Gestalt und Organisation des zweiblättrigen Embryonalschildes.

In beiden Keimscheiben sind keine Zellen vorhanden, von denen man nicht mit Bestimmtheit sagen kann, ob sie dem oberen oder dem unteren Keimblatte angehören oder von einem der beiden abstammen. Die Sonderung der Keimblätter ist in den Querschnitten recht deutlich (Fig. 8 u. 9). Die Textfiguren geben uns Auskunft über die Gestalt des Keimschildes sowie über die Größe der wuchernden Zone im Ectoderm.

Mit vollkommener Sicherheit geht aus den Befunden dieser beiden Keimscheiben hervor, daß beim Igel die Stelle, an der die erste Spur einer Umformung der zweiblättrigen Keimscheibe erscheint, fast central gelegen ist, und daß diese Stelle der Herd für die folgenden Bildungsvorgänge ist. Von hieraus schreitet nämlich die als Primitivstreifen bekannte Wucherung im Ectoderm nach dem hinteren Ende der Area embryonalis zu, und der Primitivstreifen ist, wie wir später sehen werden, der Mutterboden für das gesamte mittlere Keimblatt.

Damit haben wir ein außerordentlich wichtiges Resultat erlangt, ein Resultat, das bisher in der embryologischen Literatur der Säuger nur ein einziges Mal festgestellt ist. BONNET fand bei seiner Untersuchung über die Mesodermentwicklung beim Schafe (22), daß »etwas exzentrisch und caudalwärts von der Schildmitt ein der zweiblättrigen Keimblase eine kleine knotenförmige, epitheliale Ectoblastverdickung vorspringt, ohne zunächst noch die dorsale Fläche des Darmentoblastes zu erreichen« (27). Von dieser ectodermalen Verdickung, die der Autor »Primitivknoten« nennt, entwickelt sich der Primitivstreifen in derselben Weise, wie wir es beim Igel finden, nach dem hinteren Ende der Keimscheibe zu.

Die übrigen Forscher vertreten in bezug auf die erste Anlage des Primitivstreifens eine andre Ansicht. Nach ihrer Auffassung nimmt er am caudalen Ende der Area seinen Ursprung und wächst von hier aus gegen die Mitte des Schildes. Dieser Entwicklungsmodus ist z. B. beschrieben worden für das Kaninchen von ASSHETON (1), HENSEN (44), KÖLLIKER (84) und LIEBERKÜHN (91), für die Katze von FLEISCHMANN (39), für den Maulwurf von HEAPE (42) und LIEBERKÜHN (91). KEIBEL (71) konnte leider in seinen Untersuchungen an Keimscheiben vom Schweine nicht mehr feststellen, ob die erste Anlage des Primitivstreifens in der Mitte oder am caudalen Ende des Schildes sich zeigt. Nach den Befunden HUBRECHTS tritt bei der Spitzmaus (58) der Primitivknoten (protochordal wedge) am caudalen Ende der Keimscheibe in Erscheinung, wie es der in Fig. 31 (SOREX, Taf. XXXVIII) abgebildete Längsschnitt beweist. Derselbe Forscher hat auch die

Entstehung des Mesoderms bei *Tarsius spectrum* (63) untersucht und ist zu der Ansicht gekommen, daß der Primitivknoten an einer Stelle der Keimscheibe auftritt, die »von hervorragender phylogenetischer Bedeutung« ist. Bevor wir diese Stelle genauer angeben und die Gründe, die ihn zu dieser Ansicht führten, darlegen können, müssen wir uns zunächst Kenntnis verschaffen über die Art und Weise, wie die Mesodermbildung bei *Tarsius* vor sich gehen soll. Eine kurze Anführung der Angaben Hubrechts dürfte übrigens schon aus dem Grunde am Platze sein, weil der Autor wiederholt auf ähnliche Entwicklungserscheinungen beim Igel hinweist.

Es sei zunächst vorausgeschickt, daß Hubrecht »das sogenannte mittlere Keimblatt als eine den beiden primären Keimblättern keineswegs ebenbürtige Gewebsschicht« betrachtet. Für ihn gibt es also »kein mittleres Keimblatt«, und er faßt »unter Mesoblast viele an recht verschiedener Stelle hervorwuchernde Gewebselemente« zusammen. Während er früher für die Spitzmaus drei Quellen angegeben hat, beschreibt er für *Tarsius spectrum* folgende »vier verschiedene Proliferationsherde für das Mesoblastgewebe«:

1.) Der ventrale Mesoblast bildet sich zu allererst als »eine aus dem Hinterende des Ectodermschildes hervorsprossende Gewebswucherung«.

2.) Scharf davon getrennt entwickelt sich unter dem vorderen Teil der Keimscheibe die »Protochordalplatte«. Das ursprünglich eine Zelle dicke Entoderm dieser Region fängt bald an sich zu verdicken und mehrschichtig zu werden, und es kommt bei *Tarsius* »eine recht massive nicht mehr zweideutige Wucherung zustande« (vgl. *Tarsius* sp. Taf. VI, Fig. 46*b*—*f*, 51*c* und 52*a*, *b*). Dieselbe Wucherung hat er früher auch bei *Sorex* gefunden, und nach seinen Beobachtungen soll sie auch bei unserm Igel auftreten, denn er schreibt: »Das Vorhandensein eines solchen, unter der vorderen Hälfte des Ectodermschildes gelegenen entodermalen Wucherungsherdes wurde von mir auch bei *Erinaceus* und *Tupaja* konstatiert, obwohl ich darüber nichts veröffentlicht habe.«

3.) Die dritte Mesoblastquelle ist ebenfalls entodermalen Ursprungs in Gestalt einer ring- oder bandförmigen Zone, welche »vorn an die Protochordalplatte anschließt und nach hinten an Bedeutung gewinnt«.

4.) Der vierte und zuletzt in Tätigkeit tretende Proliferationsherd ist der Primitiv- oder Protochordalknoten als »eine vom Ectoderm ausgehende, nach unten gerichtete und bald mit dem Entoderm in Verwachsung tretende Zellwucherung« (vgl. *Tarsius* sp. Fig. 52*b*).

In diesem protochordalen Knoten ist das Material für die Chorda usw. aufgespeichert.

Hubrecht kam es nun darauf an, genau zu bestimmen, an welcher Stelle in der *Tarsius*-Keimscheibe die beiden vom Ectoderm ausgehenden Gewebswucherungen, der ventrale Mesoblast und der Protochordalknoten, auftreten. Er stellte fest, daß beide im hinteren Fünftel des Ectodermschildes entstehen, und zwar »liegt der ventrale Mesoblaststiel«, so schreibt er, »immer hinter einem bestimmten Punkt (Fig. 47), während der protochordale Knoten (Fig. 52 *p.K*) gerade oberhalb desselben zuerst in Erscheinung und fast unmittelbar mit dem darunterliegenden Ende der entodermalen protochordalen Platte (Fig. 52 *p.p.*) in Verbindung tritt«. Bei der Spitzmaus hat er nun ähnliche Verhältnisse konstatiert. In dem hinteren Teile des Ectodermschildes läßt sich nach seinen Befunden (vgl. *Sorex* Taf. XXXVIII, Fig. 39) an einer Stelle ebenfalls eine nach vorn gerichtete (Protochordalknoten) von einer nach hinten sich ausdehnenden Mesoblastwucherung unterscheiden und zwar macht sich diese Differenzierung an den Rändern einer Öffnung bemerkbar, die nur auf der Unterseite des Ectodermschildes vorhanden ist. Hubrecht hält die Öffnung für den Blastoporus, von dem er allerdings nicht sagen kann, ob er jemals auf der Oberseite des Schildes offen ist. Indessen hat er beim Igel im zweiblättrigen Stadium eine wirkliche Öffnung, also einen wahren Blastoporus gefunden (vgl. *Tarsius spectrum* Taf. XII, Fig. 8 u. 9), der »eine Zeitlang persistiert und zwar als verhältnismäßig geräumiger Porus (Fig. 9), während die Bildung von Mesoblast an den Rändern bereits im Gange ist«.

Auf Grund dieser übereinstimmenden Beobachtungen lag die Erklärung nahe, daß die Stelle in der *Tarsius*-Keimscheibe, an der ventraler Mesoblast und protochordaler Knoten ihren Ursprung nehmen, »dem wirklichen Porus von *Erinaceus* und dem angedeuteten von *Sorex*« gleichwertig zu setzen sei. Zum Durchbruch soll es an dieser Stelle bei *Tarsius* nicht mehr kommen, da keine seiner zahlreichen auf dieser Entwicklungsstufe stehenden Keimscheiben einen wirklichen Blastoporus aufweist. Er faßt deshalb die Stelle als einen virtuellen Blastoporus auf und unterscheidet an ihm eine proximale und eine distale Lippe; erstere liefert den Protochordalknoten, letztere den ventralen Mesoblast. Diese beiden axialen Proliferationen bei *Tarsius* und *Sorex* sind nach seiner Ansicht dem sogenannten gastralen bzw. dem ventralen Mesoblast der Amphibien gleichzusetzen. Und so soll es denn »wenigstens bei gewissen Säugern (vielleicht auch bei allen)« zur Bildung eines wahren oder eines virtuellen Blastoporus kommen.

Was nun die entsprechenden Vorgänge beim Igel betrifft, so will ich zunächst noch einmal betonen, daß nach meinen, nicht zweifelhaften Befunden der Primitivstreifen zuerst an einem fast centralgelegenem Punkte der Keimscheibe in Erscheinung tritt, und daß zur Zeit seiner Entstehung noch keine Mesodermzellen in dem caudalen Gebiete der Keimscheibe vorhanden sind. Einen wahren Blastoporus habe ich, wie ich an einer früheren Stelle schon bemerkte, nicht beobachten können, aber doch glaube ich auf eine Erscheinung in dem letzten Viertel des jüngsten Keimschildes aufmerksam machen zu müssen, die vielleicht die letzte Spur eines Blastoporus darstellen könnte. Das Ectoderm des elften Schnittes zeigt nämlich eine grübchenförmige Vertiefung der Oberseite. Ein günstig geführter Längsschnitt durch diese Keimscheibe würde nach meiner Ansicht ein ähnliches Bild abgeben, wie der, den HUBRECHT von *Tarsius spectrum* auf Taf. VII in Fig. 53 abbildet, bei welchem »auf dem hinteren Viertel eine schroffe, vorn sehr scharf markierte Einbiegung nach unten gefunden wird, welche an jene gewisser Reptilienschilder erinnert.« HUBRECHT bezeichnet sein Objekt, obwohl unter der Einbiegung der potentielle Unterschied zwischen protochordalem Knoten und ventralem Mesoblast bemerkbar ist, dennoch als anomal, und zwar deshalb, weil er, wie schon gesagt, auf Grund seines außerordentlich reichen Materials gleichalteriger Keimblasen überzeugt ist, daß bei *Tarsius* der Blastoporus äußerlich nicht mehr zu erkennen ist. Die Lage der Einstülpung in unsrer Keimscheibe stimmt mit der Angabe HUBRECHTS über den Blastoporus beim Igel überein. Unterhalb derselben wie auch caudalwärts davon ist aber noch kein Mesoderm gebildet, während in drei nach der Mitte des Schildes zu gelegenen Schnitten die ectodermale Wucherung deutlich eingetreten ist. Ebenso habe ich mich durch die Untersuchung der Querschnitte von Keimblasen im späteren Entwicklungsstadium nicht davon überzeugen können, daß an irgendeiner Stelle im hinteren Gebiete ein potentieller Unterschied in der Mesodermbildung vorhanden ist. Beachtung verdient allerdings die Tatsache, daß der hintere Abschnitt des Ectodermschildes die Zone des energischsten Wachstums bildet. So geht auch beim Igel, wie ich hier schon erwähnen will, in völliger Übereinstimmung mit den Befunden bei andern Säugern die Entfaltung und Ausbreitung des Mesoderms in dem caudalen Gebiete des Primitivstreifens am frühesten und schnellsten vor sich.

Der Primitivstreifen ist nur eine Bildung des äußeren Keimblattes und entsteht durch eine in der Medianlinie auftretende Wucherung desselben. Das untere Keimblatt ist an seinem Aufbau nicht in der geringsten Weise beteiligt. In der jüngsten Keimblase steht das Entoderm zwar mit der ectodermalen Wucherungszone in Berührung (Fig. 8), aber es ist in der ganzen Ausdehnung als eine dünne Schicht, die von flachen, in einfacher Lage stehenden Zellen gebildet wird, zu verfolgen. Die Sonderung der beiden verschieden gestalteten Zellen ist in dem zweiten Embryonalschilde (Fig. 9) durch das Vorhandensein eines Spaltes recht augenfällig. Indessen ist nicht zu leugnen, daß in älteren Stadien mitunter das Verhältnis des Entoderms zu dem Meso-Ectoderm der Achse recht innig gestaltet ist. Aber auch dann zeigt es nicht die geringste Veränderung; es ist und bleibt stets als eine kontinuierliche, einzellige Schicht kenntlich, in der nur selten Kernteilungsfiguren auftreten. Auch kann von einer Verwachsung der drei Keimblätter im Primitivknoten in meinen Stadien nicht die Rede sein (Fig. 8, 9, 13). Der Primitivstreifen entsteht demnach, wie HUBRECHT in seinem Bericht »over de vroegste ontwickkelingsstadien van den Egel« sagt, nur »door woekering van het epiblast«.

Ebenso ist durch ausgedehnte und sorgfältige Untersuchungen, an denen sich Forscher wie VAN BENEDEN, CARIUS, FLEISCHMANN, KEIBEL, KÖLLIKER, LIEBERKÜHN, RABL, SELENKA und andre beteiligt haben, für verschiedene Vertreter der Säuger nachgewiesen worden, daß der Primitivstreifen von dem unteren Keimblatte kein Zellmaterial bezieht. Nach den Beobachtungen BONNETS (22) an Keimscheiben von *Ovis* stehen die Elemente des Primitivstreifens in den ersten Stadien seiner Entwicklung nicht mit der Entodermschicht im Zusammenhang; in älteren Stadien dagegen verschwindet die Grenze zwischen den beiden Zellformen, so daß es für den Forscher fraglich bleibt, ob das Entoderm an der Bildung desselben teilnimmt.

Nachdem wir nun die Entstehungsweise des Primitivstreifens untersucht haben, ist es jetzt unsre Aufgabe, über den Ursprung und über die Ausbreitung des Mesoderms zu berichten.

Was das erste Auftreten von Mesodermzellen betrifft, so wird die Ansicht HUBRECHTS: »Het mesoblast onstaat allereerst in de primitiefstreep door woekering van het epiblast«, durch meine Befunde voll und ganz bestätigt. In der jüngsten Keimscheibe bemerkt man an dem der Entodermschicht zunächst gelegenen Teile der ectodermatischen Wucherungszone (Fig. 8) einige rundliche Zellen, die deutlich das Bestreben haben, sich seitwärts in den Spaltraum der beiden Grenzblätter einzuschieben. Diese »seitlichen Ausläufer« stellen die erste Anlage der Mesodermflügel zu beiden Seiten des Primitivstreifens der späteren Stadien (Fig. 10 u. 12) dar. Zu der Zeit, wo der Primitivstreifen entsteht, sind weder in der Area embryonalis noch außerhalb derselben Mesodermzellen, die vom Entoblast abstammen können, zu entdecken. Einen sicheren Beweis für die Richtigkeit unsrer Ansicht, daß das erste Mesoderm vom Primitivstreifen gebildet wird, liefern die drei gleichaltrigen Keimblasen (III—V). Im Gegensatz zu unsern Befunden steht die Ansicht ROBINSONS (110), daß beim Igel die Mesodermbildung im vorderen Keimbezirk beginnen soll. Dieser englische Forscher ist in seiner Untersuchung an Keimblasen von der Ratte und Maus zu dem Resultat gekommen, daß das Mesoderm teils vom Primitivstreifen, teils vom embryonalen und teils vom extraembryonalen Entoderm gebildet wird. Was nun aber das erste Auftreten von Mesodermzellen anbetrifft, so macht er darüber folgende Bemerkung: »Mesoblastic formation commences at the posterior end of the embryonic area, not anteriorly as in the hedgehog«. Auf Grund welcher Untersuchung ROBINSON zu der Ansicht gekommen ist, daß beim Igel die Mesodermbildung zuerst in dem vorderen Keimbezirk in Erscheinung tritt, habe ich in seiner Arbeit nicht feststellen können. Er weist zwar wiederholt auf die Untersuchungen von HUBRECHT hin, aber die diesbezüglichen Angaben dieses Autors, die wir bereits kennen gelernt haben, besagen genau das Gegenteil. In der gesamten embryologischen Literatur habe ich keine Angaben dafür finden können, daß noch ein andrer Forscher sich mit der Mesodermentwicklung des Igels in den ersten Stadien befaßt hat.

Das Mesoderm bildet von seinem ersten Erscheinen an eine zusammenhängende Platte, deren Zellen im Vergleiche zu denen der Ectodermscheibe locker angeordnet sind. Isoliert liegende Gruppen von Mesodermzellen, wie sie von einigen Autoren (BONNET, HUBRECHT usw.) bei andern Säugern beschrieben sind, habe ich beim Igel nicht beobachten können. Dagegen ist hervorzuheben, daß zwischen der Membran und dem Entoderm unmittelbar vor der dünnen Randzone der Mesodermschicht vereinzelte Zellen vorkommen, die, obwohl sie ganz deutlich den Charakter von Mesodermzellen zeigen, mit diesen nicht in Verbindung zu stehen scheinen. Wegen der innigen Beziehung zum Entoderm sieht man sich zunächst veranlaßt, eine entodermale Abstammung der Zellen anzunehmen, aber die Beschaffenheit des Entoderms selbst und das Aussehen der Zellen sprechen durchaus dagegen. Diese vereinzelten Zellen sind nach meiner Ansicht aus der

Mesodermplatte herausgewachsen und sind mit dieser nur durch lange und äußerst dünne Protoplasmafäden, die in den einzelnen Schnitten zwischen der Membrana prima und dem Entoderm nicht zu unterscheiden sind, verbunden.

Ähnlich isoliert liegende Zellen hat Keibel (71) in Keimscheiben dieser Periode vom Schweine in der peripheren Zone zwischen Ectoderm und Entoderm beobachtet. Ohne einen Zusammenhang zwischen den vereinzelten Zellen und der Hauptmasse des Mesoderms nachweisen zu können, glaubt er doch, daß die Zellen vom Mesoderm abstammen, denn er schreibt wörtlich: »Trotzdem ist es ganz zweifellos, daß auch diese Zellen zum Mesoblast gehören und nicht etwa an Ort und Stelle entstandene Abkömmlinge des Entoblast sind. Es ist übrigens auch möglich, daß diese Zellen in der Tat gar nicht so vereinzelt sind, als es den Anschein hat, sondern daß sie durch lang ausgezogene Protoplasmabrücken mit dem übrigen Mesoblast zusammenhängen. Solche Verbindungen entziehen sich, wenn sie in den Bereich mehrerer Schnitte fallen, der Beobachtung.«

Abgesehen von der größeren und zugleich rundlichen Form, unterscheiden sich die Mesodermzellen von denen des unteren Keimblattes vielfach noch durch eine etwas dunklere Färbung. Jedoch muß hervorgehoben werden, daß die Differenzierung der beiden Zellformen nicht in allen Keimscheiben mit gleicher Deutlichkeit ausgeprägt ist. Mitunter ist ein Unterschied zwischen den Zellen der beiden Keimblätter überhaupt nicht wahrzunehmen, und wenn alsdann die Keimblätter fest aneinander liegen, so ist oft die Grenze zwischen ihnen erst nach wiederholter und aufmerksamer Prüfung mit verschiedenen Vergrößerungssystemen festzustellen, ja mitunter bleibt sie an einigen Stellen zweifelhaft.

Von dem Primitivstreifen aus dehnt sich das Mesoderm unter lebhafter Vermehrung der eignen Zellen zwischen den beiden Grenzblättern peripher immer weiter aus und bildet bald zu beiden Seiten der Verwachsungszone mit dem Ectodermschilde flügelförmige Anhänge (Fig. 12). Unmittelbar neben dem Primitivstreifen ist es am kräftigsten entwickelt, lateralwärts wird es ganz allmählich niedriger und endet in dieser Periode der Entwicklung unter dem Schildrande mit einer dünnen Zellschicht. Das Ectoderm und Mesoderm sind zu beiden Seiten der axialen Verbindungszone gewöhnlich durch einen mehr oder minder breiten Spaltraum getrennt, in den vom Schildrande her die Membrana prima eintritt. In den jüngeren Stadien liegt dieselbe der dünnen Randzone des mittleren Keimblattes fest auf und geht dann peripher ohne weiteres auf die Zellen des Entoderms über; später, wenn das Mesoderm an Ausdehnung und Umfang erheblich zugenommen hat, liegt sie gewöhnlich frei in dem Spaltraume und geht neben der Achse plötzlich zu Ende.

Die Grenze zwischen dem mittleren und unteren Keimblatte tritt in den seitlichen Partien des Primitivstreifens nicht überall in gleicher Weise deutlich hervor. Zuweilen liegen die Keimschichten so dicht aneinander, daß man glauben möchte, es bestände tatsächlich eine Verwachsung der beiden Keimblätter. Besonders zeigt sich diese Erscheinung dann, wenn die dünne Randzone des mittleren Keimblattes zwischen der Membrana prima der Entodermschicht fest eingeschlossen liegt. Doch handelt es sich nicht um eine Verschmelzung der beiden Keimschichten, sondern sie sind nur fest mit einander verklebt, denn eine genaue Untersuchung führt zu dem Resultate, daß das Entoderm wohl abgrenzbar ist und eine einzellige, sehr dünne Schicht darstellt, in der nur hin und wieder Kernteilungsfiguren zu erblicken sind. An einigen, wenigen Stellen sind die Zellen des Entoderms nicht mit untrüglicher Sicherheit von denen des Mesoderms abzugrenzen. In keiner Keimscheibe habe ich aber erkennen können, daß das Entoderm in der Primitivstreifenregion an der Mesodermproduktion beteiligt ist.

Ich wende mich jetzt dem Teile der Keimscheibe vor dem Primitivknoten zu, der eine ganz genaue und sorgfältige Untersuchung verlangte, um die Frage nach der Entstehung des mittleren Keimblattes mit völliger Gewißheit beantworten zu können. Wie schon aus den zahlreichen grundverschiedenen Ansichten der Embryologen über die Genese des Mesoderms in diesem Bereiche der Keimscheibe deutlich hervorgeht, sind die Verhältnisse hier viel komplizierter als in der Primitivstreifenregion. Ein vollkommen gesichertes Resultat der embryologischen Forschung ist es aber, daß das Ectoderm in dem Gebiete vor dem Primitivknoten keinen direkten Anteil an der Bildung des mittleren Keimblattes hat. Auch beim Igel ist diese Tatsache unschwer zu erkennen. Die Membrana prima bildet in dem vorderen Keimbezirk zwischen den beiden Keimblättern eine deutliche Scheidewand. Liegen beide Blätter unmittelbar aneinander, so fällt sie als eine feine, aber deutliche Linie zwischen beiden in den Schnitten auf. Gewöhnlich sind aber beide durch einen Spaltraum voneinander getrennt, und die Membran liegt auf dem Mesoderm, wo sie die glatte Oberfläche bedingt.

Nach meinen Beobachtungen ist das mittlere Keimblatt in dem vorderen Keimbezirk kein Abspaltungsprodukt des Entoderms, sondern der Primitivstreifen ist einzig und allein die Quelle für das gesamte mittlere Keimblatt. Aus der Primitivstreifenregion dehnt es sich allmählich über den vorderen Teil aus, und ich kann in völliger Übereinstimmung mit rühmlichst bekannten Autoren und Forschern wie VAN BENEDEN, CARIUS, KEIBEL, KÖLLIKER, LIEBERKÜHN, SELENKA, STRAHL u. a. m. drei verschiedene Hauptwucherungszonen in diesem Gebiete unterscheiden (Fig. 22—25):

1) Die aus dem Boden der Primitivrinne entspringenden Mesodermflügel wuchern jederseits unter der Randzone des Ectodermschildes nach vorn.

2) Der Primitivstreifen wächst als verdickter Strang, der unter dem Namen Kopffortsatz oder neurenterischer Strang in der embryologischen Literatur bekannt ist, über den Primitivknoten hinaus in den vorderen Keimbezirk.

Wir haben bereits gesehen, daß recht bald nach Anlage des Primitivstreifens die Keimscheibe in ihrem caudalen Gebiete dreiblättrig ist. Das mittlere Keimblatt wächst aber zunächst noch nicht über die Peripherie des Ectodermschildes hinaus, sondern wuchert unter den Rändern desselben cranialwärts. Auf diese Weise kommt die sichelförmige Gestalt der Mesodermanlage in den frühen Stadien zustande, wie wir sie an den Textfiguren bald mehr bald weniger deutlich erkennen können. Ganz besonders auffallend zeichnen sich in dieser Beziehung drei Embryonalschilder von *Opossum*-Keimblasen im Alter von 48 Stunden nach Beginn der Furchung aus. SELENKA (115) hat auf Taf. XVIII in den Fig. 6—8 die drei Embryonalschilder abgebildet, in denen »der Primitivstreifen nebst den Sichelhörnern des Mesoderms angelegt« sind.

Das periphere Mesoderm, wie wir der Kürze wegen die in cranialer Richtung unter den Rändern des Schildes wuchernden Mesodermstreifen nennen wollen, gewinnt mit fortschreitender Entwicklung des Primitivstreifens an Ausdehnung und Bedeutung. Dasselbe entwickelt sich also nicht unabhängig vom Primitivstreifen, wie es nach den Beobachtungen BONNETS (22) bei *Ovis* der Fall sein soll. BONNET gegenüber ist auch noch zu betonen, daß der periphere Mesodermstreifen in allen Keimscheiben unter dem Ectodermschilde gelegen ist. Die Entwicklung des peripheren Mesoderms zeigen uns die Keimscheiben III—V und VIII und IX recht deutlich, da in ihnen der Primitivstreifen eine mehr oder weniger asymmetrische Lage einnimmt und das Mesoderm zu beiden Seiten ungleichmäßig entwickelt ist. In den genannten Stadien bildet das Mesoderm auf der schmalen Seite neben dem Primitivstreifen eine fast gleichmäßig dicke Schicht bis zum Schildrande, die in dem vorderen Keimbezirk bereits einen deutlichen peripheren Mesodermstreifen gebildet hat, dessen Dimension cranialwärts immer geringer wird. Auf der andern, breiten Seite hat der vordere Teil des Primitivstreifens erst eine schmale und dünne Mesodermschicht entwickelt, und in der Randzone ist zwischen der Membran und dem einschichtigen Entoderm noch keine Spur von Mesoderm vorhanden. Dagegen reicht in dem caudalen Teile das Mesoderm bis zum Schildrande, und man kann beobachten, wie es in der Randzone bereits einige Zellen cranialwärts vorgeschoben hat.

In dem weiteren Verlaufe der Entwicklung wächst das periphere Mesoderm auf beiden Seiten selbständig, wie es die zahlreichen Kernteilungsfiguren beweisen, nach dem vorderen Ende der Keimscheibe zu, wo alsdann die »beiden Hörner« zusammentreffen und miteinander verwachsen, wie es die Autoren VAN BENEDEN und JULIN (15) bei der Fledermaus beschrieben haben.

Der periphere Mesodermstreifen ist in seiner äußeren Randzone im allgemeinen am kräftigsten entwickelt und deutlich, vielfach sogar durch einen feinen Spalt vom Entoderm gesondert. Nach dem Innern des Schildes zu wird der Streifen ganz allmählich dünner und legt sich immer inniger an das untere Keimblatt, so daß einige Stellen für die Berechtigung der Annahme sprechen, daß das Mesoderm in der vorderen Keimscheibenregion vom Entoderm gebildet werde. Das innige Verhältnis besteht aber nach meinen Beobachtungen dort, wo die Membran fest auf der dünnen Randzone der Mesodermschicht liegt. An den Stellen, wo sich die Membran bereits vom Entoderm bzw. vom Mesoderm losgelöst hat, ist die Beziehung der beiden Keimschichten längst nicht so innig gestaltet. So habe ich denn nicht die Überzeugung gewinnen können, daß unabhängig vom Primitivstreifen eine periphere ringförmige Mesodermschicht vom Entoderm gebildet wird.

Die Zellen des unteren Keimblattes stehen unter der Randzone des Embryonalschildes gewöhnlich näher zusammen, und die Kerne haben hier eine vollere, rundliche Form als median. Dieselbe Beobachtung hat KEIBEL (71) beim Schweine und FLEISCHMANN (38) bei der Katze gemacht, aber nach der Ansicht beider Autoren nimmt das Entoderm keinen Anteil an der Bildung des mittleren Keimblattes. Das Vorhandensein eines »peripheren entoblastogenen Mesoblasthofes« bei *Ovis* ist von BONNET (22) behauptet worden, KEIBEL (73) dagegen hat in seiner Untersuchung dafür keinen Beweis gefunden. Ferner nimmt nach den Angaben von ROBINSON (110), wie wir bereits an einer früheren Stelle gehört haben, auch bei der Ratte und der Maus das untere Keimblatt teil an der Bildung des mittleren. Nach dem Urteile von KEIBEL (71) aber hat der Forscher seine Untersuchung an einem nicht gut konservierten Material vorgenommen und hat »keine klaren Bilder über die Entwicklungsvorgänge erhalten«.

Gehen wir jetzt zur Entwicklung des Kopffortsatzes über. Bald nachdem das mittlere Keimblatt sich peripher nach vorn auszubreiten begonnen hat, wächst aus dem vorderen Teil des Primitivstreifens der Kopffortsatz als solider Strang frei zwischen den beiden Grenzblättern cranialwärts. Vom Ectoderm ist er in seiner ganzen Ausdehnung immer scharf abgesetzt. Das Entoderm wird von ihm in das Keimblaseninnere vorgewölbt, und ist weniger deutlich abgegrenzt. Besonders schwer ist es, an der äußersten Spitze des Kopffortsatzes die Grenze zu bestimmen, an einigen Stellen bleibt sie zweifelhaft. Das Entoderm besteht aber in dem vorderen Keimbezirk nur aus einer dünnen, einzelligen Schicht, in der nur wenige Kernteilungsfiguren zu sehen sind. Unmittelbar vor dem Primitivknoten erreicht der Kopffortsatz eine Höhe von drei bis vier Zellen; nach vorn nimmt er allmählich ab und endet kaum wahrnehmbar. In dem Gebiete vor dem Knoten geht die mediane Verdickung ohne Grenze in das seitliche Mesoderm über (Fig. 23, 25). Cranialwärts wird die Mesodermschicht neben dem Kopffortsatz beständig dünner, die Kerne rücken weiter auseinander, und schließlich, wenigstens in den jüngeren Stadien dieser Periode, steht das periphere Mesoderm nicht mehr mit dem Kopffortsatze im Zusammenhang (Fig. 24). So scheint denn auch beim Igel eine mesodermfreie Zone an der Spitze des Kopffortsatzes für eine Zeitlang vorhanden zu sein, wie sie bereits bei einigen Säugern konstatiert ist.

Im Anschluß hieran will ich noch erwähnen, daß der Kopffortsatz in allen von mir untersuchten Keimblasen in seiner ganzen Länge einen soliden, festen Strang darstellt, in dem noch keine Spur von dem Chordakanal oder dem neurenterischen Kanal zu erkennen ist.

Ich bin mir wohl bewußt, daß ich mit meinen Angaben im schroffen Gegensatze stehe zu der Auffassung von HUBRECHT, aber nach allem, was ich genau beobachtet und beschrieben habe, habe ich nicht die Überzeugung gewinnen können, daß das Entoderm an der Bildung des mittleren Keimblattes einen aktiven Anteil hat. Die Querschnitte durch den vorderen Keimbezirk liefern beim Igel durchaus keine ähnlichen Bilder, wie wir sie bei der Entwicklung von *Sorex* und *Tarsius* nach den Darstellungen von HUBRECHT (57 u. 61) kennen lernen.

Vielmehr weisen die Schnitte eine weitgehende Übereinstimmung mit denen von Kaninchen, Meerschweinchen, Schweinen, von der Katze usw. auf, also von Säugern, bei welchen die Mehrzahl der Embryologen das mittlere Keimblatt nur als eine Bildung des Ectoderms durch den Primitivstreifen betrachten.

Ich habe die Bildung einer protochordalen Platte, wie sie HUBRECHT bei *Sorex* und *Tarsius* beschreibt, nicht erkennen können. In den Keimblasen III, IV, VIII und IX stellt das Entoderm im vorderen Keimscheibenteil eine dünne, einzellige Membran dar (Fig. 11, 15—19), die aus niedrigen, ziemlich weit auseinanderliegenden Zellen gebildet wird. Kernteilungsfiguren sind zwar vorhanden, aber doch nur in so geringer Anzahl, daß von einer Wucherung der Zellen, die zur Bildung einer Protochordalplatte führen könnte, nicht die Rede sein kann. Auch in den späteren Stadien ist eine energische Vermehrung der Zellen nicht wahrzunehmen. Bis auf wenige Stellen ist das Entoderm als einzellige Schicht abgrenzbar. Scheinen die Entodermzellen in mehreren Lagen angeordnet zu sein, so handelt es sich, wie die Untersuchung es zeigte, um eine ungünstige Schnittrichtung, die bei der im vorderen Teile des Embryonalschildes auftretenden Krümmung nicht zu vermeiden ist (Fig. 21).

Nach den Angaben HUBRECHTS (61) wird bei *Sorex* und *Tarsius* die protochordale Platte durch »eine anfänglich isoliert auftretende anteromediane lokale Verdickung des Entoderms« hervorgerufen. Ich habe bereits darauf hingewiesen, daß beim Igel in dem vorderen Keimbezirk keine isoliert liegende Gruppe von Mesodermzellen zwischen der Membran und dem Entoderm vorkommt, und daß das mittlere Keimblatt vom Anfange an eine einheitliche, geschlossene Zellplatte darstellt, die durch eine Wucherung des Ectoderms gebildet wird und sich aus der Region des Primitivstreifens nach und nach über den ganzen vorderen Keimbezirk ausbreitet.

Zum Schluß will ich noch darauf hinweisen, daß HUBRECHT (61) aus den Abbildungen KEIBELS schließen zu können glaubt, daß auch beim Kaninchen, Rehe und Schweine eine protochordale Platte gebildet werde. Dagegen leitet KEIBEL in völliger Übereinstimmung mit hervorragenden Embryologen das mittlere Keimblatt nur vom Ectoderm ab. Über die Auffassung HUBRECHTS über die Mesodermentwicklung bei *Sorex* urteilt er folgendermaßen (71): »Wende ich mich zur Kritik von der HUBRECHTschen Arbeit über *Sorex vulgaris*, so muß ich leider gestehen, daß ich durch dieselbe mich nicht habe überzeugen können, daß die Verhältnisse bei *Sorex* wirklich so liegen, wie HUBRECHT sie auffaßt. Die periphere Bildung des Mesoblast auf entodermaler Grundlage möchte ich aber nach HUBRECHTs eignen Bildern bei *Sorex* sogar für unwahrscheinlich halten.«

Münster i. Westf., im März 1911.

Literaturverzeichnis.

1. R. ASSHETON, A Re-investigation in to the early Stages of the Development of the Rabbit. Quart. journ. of micr. Science. Vol. XXXVII. P. II. London 1894.
2. — The Segmentation of the Sheep, with observations on the Hypothesis of the hypoblastic Origin for the Trophoblast. Ibid. Vol. XLI. 1898.
3. — The Development of the Pig during the First Ten Days. Ibid. Vol. XLI. 1898.
4. — The primitive streake of the Rabbit, the causes which may determine its shap and the part of the embryo formed by its activity. Ibid. Vol. XXXVII. 1894.
5. F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie, übers. von VETTER. Jena 1881.
6. E. BALLOWITZ, Zur Kenntnis der Eifurchung bei den Insektivoren. Anatomischer Anzeiger. Bd. XXIX. 1906.
7. CH. VAN BAMBEKE et ED. VAN BENEDEN, Rapport sur le travail: Onderzoekingen over de ontwikkelingsgeschiedenis van den Egel (Erinaceus europaeus). Bulletins de l'Acad. royale de Belgique. III. sér. Tome XIV. 1887.
8. ED. VAN BENEDEN, La maturation de l'œuf, la fécondation et les premières phases du dévelopment embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le Lapin. Bull. de l'acad. roy. de Belg. II. sér. Tom. XL. Nr. 12. 1875.
9. — Recherches sur l'embryologie des mammifères. La formation des feuillets chez le Lapin. Archives de biolog. Tom. I. 1880.
10. — Untersuchungen an den ersten Entwicklungsstadien von Säugetieren. Tageblatt der 59. Vers. deutscher Naturforscher und Ärzte. Berlin 1886.
11. — Sur l'évolution de la ligne primitive, la formation de la notochorde et du canal cordal chez les mammifères. Bull. de l'acad. royal. de Belgique. III. sér. Tom. XII. 1887.
12. — De la fixation du blastocyste à la muqueuse utérine chez le Murin (Vespertilio murinus). Ibid. III. sér. Tom. XV. 1888.
13. — Demonstration über die Blätterbildung, den Chordakanal und die Gastrulation bei den Säugetieren (Kaninchen und Vespertilio mur.). Verh. der Anatom. Gesellsch. auf der II. Vers. zu Würzburg. Anatom. Anzeiger. Bd. III. 1888.
14. — Recherches sur les premiers stades du dévelopment du Murin (Vespertilio murinus). Anat. Anz. 1899.

15. Ed. van Beneden et Julin, Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'œuf des Chéiroptères. Arch. de biolog. Tom. I. 1880.
16. H. L. W. Bischoff, Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies. Braunschweig 1842.
17. — Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1842.
18. — Entwicklungsgesch. des Hundeeies. Braunschweig 1845.
19. — Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens. 1852.
20. — Entwicklungsgesch. des Rehes. Gießen 1854.
21. — Neue Beobachtungen zur Entwicklungsgesch. des Meerschweinchens. Abh. der königl. bayr. Akad. der Wissensch. München 1866.
22. R. Bonnet, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Arch. für Anatomie u. Physiologie. Anat. Abt. 1884 u. 1889.
23. — Über den Primitivstreifen und die Chorda bei Wiederkäuern. Sitzungsbericht der Gesellsch. für Morphol. u. Physiolog. München 1888.
24. — Demonstration von Präparaten und Zeichnungen zur Entwicklungsgeschichte. Verh. d. Anat. Gesellsch. Anatomischer Anzeiger. Bd. III. 1888.
25. — Grundriß der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1891.
26. — Beiträge zur Embryologie des Hundes. Anatom. Hefte. Bd. IX. 1897. Forts. 1901.
27. — Über das »Prochorion« der Hundekeimblase. Anat. Anz. Bd. XIII. 1897.
28. — Über Embryotrophe. Deutsche med. Wochenschrift. 1899. Nr. 45.
29. G. Burkhard, Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. Arch. für mikr. Anatomie 1899. Bd. LVII.
30. F. Carius, Über den Kopffortsatz des Kaninchens. Sitzungsber. der Marburg. Gesellschaft. Marburg 1887.
31. — Über die Entwicklung der Chorda und der primitiven Rachenhaut beim Meerschweinchen und Kaninchen. Diss. Marburg 1888.
32. J. Disse, Über die Vergrößerung der Eikammer bei der Feldmaus. Sitzungsbericht der Ges. zur Beförderung d. ges. Naturwissensch. zu Marburg 1905.
33. — Die Eikammer bei Nagern, Insektivoren und Primaten. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. Bd. XV. 1905.
34. M. Duval, Etudes sur l'embryologie des Chiroptères. Journ. de l'anat. et de la physiol. Année XXXI. 1895.
35. — La segmentation et la formation du blastoderme. Ann. de gynéc. et d'obst. Tom. XLVI. 1896.
36. — Etudes sur l'embryologie des Chiroptères. L'ovule, la gastrula, le blastoderme et l'origine des annexes chez le Murin. Paris 1899.
37. A. Fleischmann, Amnion und Mittelblatt der Katze. Diss. Erlangen 1887.
38. — Zur Entwicklungsgeschichte der Raubtiere. Biolog. Centralblatt. Bd. VII. Nr. 1. 1887.
39. — Embryologische Untersuchungen. Hft. I. Wiesbaden 1889 und Hft. II. Wiesbaden 1892.
40. E. Haeckel, Die Gastrulation und die Eifurchung. Jenaische Zeitschrift. Vol. IX. 1875.

41. W. Heape, On the germinal layers and early development of the Mole. Proceed. of the Royal. Soc. of London. Vol. XXII. 1882.
42. — The development of the Mole (Talpa europaea). Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXIII. 1883 u. 1886.
43. V. Hensen, Embryologische Mitteilungen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. III. 1867.
44. — Beobachtungen über Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschr. f. Anatomie und Entwicklungsgesch. Bd. I. 1876.
45. — Ein frühes Stadium des im Uterus des Meerschweinchens festgewachsenen Eies. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1883.
46. O. Hertwig, Über die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Sitzungsber. d. Jen. Gesellsch. f. Mediz. u. Naturw. 1880.
47. — Die Entwicklung des mittleren Keimblattes. Jenaische Zeitschrift. Bd. XVI. 1883.
48. — Strittige Punkte aus der Keimblätterlehre der Wirbeltiere. Sitzungsber. d. Preuß. Akad. d. Wissenschaften. 1891.
49. — Die Elemente der Entwicklungsgeschichte der Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1894.
50. — Handbuch der vergleichenden u. experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Jena 1906.
51. O. u. R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jenaische Zeitschrift. Bd. XV. 1882.
52. W. His, Die Umschließung der menschlichen Frucht während der frühesten Zeiten der Schwangerschaft. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1897.
53. A. A. W. Hubrecht, Over de vroegste ontwikkeling van de Egel (Erinaceus europaeus). Versl. en Mededeelingen d. Konink. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1888. Afdeeling Natuurkunde. Derde Reeks Vijf de Deel. p. 47.
54. — Keimblattbildung und Placentation des Igels. Anat. Anzeiger. Bd. III. 1888.
55. — Die erste Anlage des Hypoblasts bei den Säugetieren. Ibid. Bd. III. 1888.
56. — Studies in Mammalian Embryology. I. Placentation of Erinaceus europaeus. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXX. 1889.
57. — Studies II. The development of the Germinal Layers in Sorex vulgaris. Ibid. Vol. XXXI. 1890.
58. — The Placentation of the shrew (Sorex vulgaris). Ibid. Vol. XXXV. 1894.
59. — The placentation of Erinaceus europaeus with remarks on the Phylogeny of the Placenta. Studies of the Zoological Laboraty Utrecht. Vol. I. 1892.
60. — Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verh. d. Konink. Acad. van Wetenschappen te Amsterdam. II. Sect. Deel IV. Nr. 5. 1896.
61. — Die Keimblase von Tarsius. Festschrift z. 70. Geburtstage von C. Gegenbaur. 1896.

62. A. A. W. Hubrecht, The placentation of Tarsius and Tupaja. Proceed. of the IV. Int. Congr. of Zool. Cambridge 1899.

63. — Furchung und Keimblattbildung bei Tarsius spectrum. Verh. d. k. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. II. Sect. Deel VIII. Nr. 6. 1902.

64. — La formation de la Decidua reflexa chez les Genres Erinaceus et Gymnura. Extrait des annales du Jardin Botaniques de Buitzenborg. Suppl. II. Leiden 1898.

65. H. Jacobfeuerborn, Die intrauterine Ausbildung der äußeren Körperform des Igels (Erinaceus europaeus L.) mit Berücksichtigung der Entwicklung der wichtigeren inneren Organe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCI.

66. J. W. Jenkinson, A Re-investigation of the Early Stages of the Development of the Mouse. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXIII. 1900.

67. F. Keibel, Van Benedens Blastoporus u. die Raubersche Deckschicht. Anatom. Anz. Bd. II. 1887.

68. — Zur Entwicklungsgeschichte des Igels. Ibid. Bd. III. 1888.

69. — Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Arch. für Anat. u. Physiol. 1889.

70. — Über die Entwicklungsgesch. des Schweines (Sus scrofa dom.). Anatom. Anz. Bd. VI. 1891.

71. — Studien zur Entwicklungsgesch. des Schweines (Sus scrofa dom.). Morph. Arbeiten. Bd. III. 1894.

72. — Zur Entwicklungsgesch. des Primitivstreifens beim Schweine. Verh. d. Anat. Gesellsch. VIII. Vers. in Straßburg 1894.

73. — Die Entwicklung des Mesoblasts beim Schaf. Ibid.

74. — Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.

75. — Die Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Arch. f. Anatom. u. Physiol. 1888.

76. — Frühe Entwicklungsstadien des Rehes und die Gastrulation der Säuger. Verh. d. Anat. Gesellsch. XV. Vers. zu Bonn. Ergänzungsheft z. Bd. XIX. Anat. Anz. 1901.

77. — Die Entwicklung des Rehes bis zur Anlage des Mesoblastes. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1902.

78. — Die Gastrulation und die Keimblattbildung der Wirbeltiere. Ergeb. d. Anat. u. Entw. Bd. X. 1901.

79. R. Kolster, Zur Kenntnis der Embryotrophe. Anat. Hefte. Bd. LXIII. 1903.

80. J. Kollmann, Die Entwicklung der Chorda dorsalis beim Menschen. Anat. Anz. Bd. V. 1890.

81. — Der Mesoblast u. die Entwicklung der Gewebe bei den Wirbeltieren. Biolog. Centralbl. Bd. III. 1883—1884.

82. A. Kölliker, Grundzüge der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1880.

83. — Die embryonalen Keimblätter u. die Gewebe. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1884.

84. — Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur III. Säkularfeier d. Alma Julia Maximiliana zu Würzburg. Bd. I. 1882.

85. A. Kölliker, Über die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Aus dem Sitzungsber. d. Würzb. phys.-med. Gesellsch. 1883.

86. M. Kunsemüller, Die Eifurchung des Igels (Erinaceus europaeus). Diss. Münster. 1906.

87. C. Kupffer, Das Ei von Arvicola arvalis und die vermeintliche Umkehr der Keimblätter an demselben. Sitzungsber. d. bayr. Akad. der Wissenschaft 1882.

88. N. Lieberkühn, Über die Keimblase der Säugetiere. Sitzungsber. der Marburger Gesellsch. 1875.

89. — Über die Keimblätter der Säugetiere. Festschrift z. d. 50jährig. Doktorjubiläum des Herrn H. Nasse. Marburg 1879.

90. — Zur Lehre von den Keimblättern der Säugetiere. Sitzungsber. d. Gesellsch. z. Beförderung d. ges. Naturwissenschaft. Marburg 1880.

91. — Über die Chorda der Säugetiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882 und 1884.

92. G. Lott, Zur Anatomie u. Physiologie des Cervix Uteri. Eine gynäkol. Studie. Erlangen 1872.

93. B. Lwoff, Über die Keimblätterbildung bei den Wirbeltieren. Biolog. Centralbl. Bd. XIII. 1893.

94. — Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbeltieren. Bull. de la société impér. des Natural. de Moscou. Nr. 2. 1894.

95. F. Marchand, Einige Beobachtungen an jungen menschlichen Eiern. Verh. d. Anat. Gesellsch. XVI. Vers. zu Halle 1902.

96. E. Mehnert, Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morphol. Arb. Bd. I. 1891.

97. K. Melissinos, Die Entwicklung des Eies der Mäuse (Mus musculus var. alba und Mus rattus albus) von dem ersten Furchungsphänomen bis zur Festsetzung der Allantois und der Ectoplacentarplatte. Arch. für mikr. Anatomie. 1907.

98. Ch. Minot, The Implantation of the human Ovum in the Uterus. Trans. Americ. Gynecol. soc. 1904.

99. O. Nasse, Die Eihäute des Igels. 1863.

100. A. Ochs, Die intrauterine Embryonalentwicklung des Hamsters bis zum Beginn der Herzbildung. Diss. Münster 1907.

101. W. Petermann, Zur Kenntnis der frühen Entwicklungsvorgänge am Ei des Igels (Erinaceus europaeus) vor Ausbildung der Medullarrinne. Diss. Münster 1906.

102. H. Peters, Über die Einbettung des menschlichen Eies. Wien und Leipzig. 1899.

103. Preuschen, Entwicklung, Anatomie, Cysten usw. der Scheide. Wien und Leipzig 1883.

104. C. Rabl, Über die Bildung des Mesoderms. Anat. Anzeiger. Bd. III. 1888.

105. — Theorie des Mesoderms. Morphol. Jahrb. 1889.

106. O. B. Reichert, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens Abh. d. königl. preuß. Akad. der Wissensch. 1861.

107. — Über die Bildung der hinfälligen Häute der Gebärmutter und deren Verhältnis zur Placenta uterina. Arch. f. Anatom. Physiol. u. wissensch. Mediz. 1848.

108. J. Resek, Anheftung (Implantation) des Säugetiereies an die Uteruswand, insbesondere des Eies von Spermophilus citillus. Arch. für mikr. Anatom. Bd. LXVIII. 1903.

109. A. J. Resink, Embryologische Onderzoekingen. Acad. Proefschrift. Leiden 1903 und »Im Auszuge mitgeteilt« in Tijdschrift der Nederlandsche dierkundige Vereeniging. II. Ser. Deel. VII. 1902.

110. A. Robinson, Observations upon the development of the Segmentation Carity the Archenteron, the Germinal Layers and the Amnion in Mammals. Quart. Journ. of micr. Sc. N. S. 1892.

111. E. A. Schaefer, Description of a mammalian ovum in the early condition of development. Proceed. Royal. Soc. of London 1876.

112. G. Schlater, Zur Phylogenie der Säugetierkeimblase. Anat. Anz. Bd. XXX. 1907.

113. O. Schultze, Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. 1897.

114. E. Selenka, Keimblätter und Gastrulation bei der Maus. Biolog. Centralbl. 1882.

115. — Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere: I. Hft. Wiesbaden 1883. Keimblätter und Primitivorgane der Maus: III. Hft. 1884. Die Blätterumkehrung im Ei der Nagetiere; IV. Hft. 1897. Das Opossum (Didelphys virginea); VIII. Hft. 1900. Entwicklung des Gibbon (Hylobates und Siamanga).

116. J. Sobotta, Mitteilungen über die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Verh. d. Anat. Gesellsch. VII. Vers. 1893.

117. — Befruchtung und Furchung des Mäuseeies. Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XLV. 1895.

118. — Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schluß der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amnionfalte. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. LXI. 1903 .

119. — Die Furchung des Wirbeltiereies. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. VI. 1906.

120. F. von Spee, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der früheren Stadien des Meerschweinchens bis zur Vollendung der Keimblase. Arch. für Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1883.

121. — Über die Entwicklungsvorgänge vom Knoten aus in Säugetierkeimscheiben. Anat. Anz. Bd. III. 1888.

122. — Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwicklungsstufen des menschlichen Eies. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1896.

123. — Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. Bd. III. 1901.

124. H. Strahl, Demonstration von Säugetierembryonen. Verh. der Anat. Gesellsch. II. Vers. zu Würzburg. Anat. Anz. Bd. III. 1888.

125. H. Strahl, Untersuchungen über den Bau der Placenta. I. Die Anlagerung des Eies an die Uteruswand. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1889.
126. — Der Uterus von Erinaceus europaeus L. nach dem Wurf. Konink. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam 1906.
127. M. Strahl und F. Carius, Untersuchungen über den Kopffortsatz des Kaninchens. Marburger Sitzungsber. 1887.
128. A. Tafani, La fecondazione et la segmentazione studiate nelle uova dei Topi. Accad. med. fisic. Firenze 1888.
129. — La fécondation et la segmentation étudiées dans les œufs des rats. Arch. italien. de biolog. Tom. II. 1889.
130. — I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Atti del R. Instit. Firenze 1889.
131. J. Vernhout, Über die Placenta des Maulwurfs. Anat. Hefte. I. Abt. 1899.
132. M. Weber, Die Säugetiere. Jena 1904.
133. A. W. Weysse, On the blastodermic vesicle of Sus scrofa domesticus. Proceedings American Academy of Arts and Sciences. Vol. XXX. 1894.
134. R. Bonnet, Über die Entwicklung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung der Primitivrinne und des Primitivstreifens bei den Embryonen der Säugetiere. Anatom. Anzeiger. 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Abbildungen stellen Schnitte oder Teile von solchen durch Keimblasen vom Igel dar. Sie wurden von Fräul. Hedwig Astheimer, Bonn, angefertigt unter Benutzung eines Zeichenapparates von C. Zeiss, Jena, zur Anlage.

Zu bemerken ist, daß der Farbenunterschied der Zellen der verschiedenen Keimblätter in den Schnitten nicht so scharf hervorttrit, wie er in den Abbildungen zum Ausdruck gebracht ist.

Tafel I.

Fig. 1 u. 2. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte einer sehr jungen Keimblase, die zwar von einer Wucherung der mütterlichen Schleimhaut umgeben, aber noch nicht mit ihr verwachsen ist. Um die Keimblase befindet sich mütterliches Blut, und an einigen Stellen liegen vereinzelte losgelöste Epithelzellen. Die Zellkerne der äußeren Keimblasenwand, des Trophoblastes, haben keine scharfe Umrisse. In der Furchungshöhle liegt frei und scharf begrenzt eine Gruppe von Zellen (Entodermzellen).

In Fig. 2 steht die Zellgruppe durch dünne Protoplasmafäden mit dem Trophoblast in Verbindung. Fixierungsflüssigkeit: Eisessigsublimat. Zeiss: Oc. 3, Obj. E.

Fig. 3. Mittlerer Schnitt einer Keimblase, die die erste Anlage des Embryonalknotens zeigt. Trophoblast ist mehrschichtig und mit dem decidualen Gewebe in Verbindung getreten. Zwischen den Entodermzellen entsteht durch

Dehiscenz ein Spaltraum, wodurch ein einschichtiges Bläschen zustande kommt. Um die Zellen tritt die Membrana prima als feine Linie bereits deutlich hervor. Die Grundwand der Eikammer zeigt eine wohlerhaltene Epithelschicht und eine Uterindrüse. Fixierungsflüssigkeit: Eisessigsublimat. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 4. Schnitt einer fast gleichalterigen Keimblase. Die Innenwand der Eikammer trägt eine fast überall noch unversehrte Epithelschicht. Oben ist ein Teil des Blutpfropfens sichtbar, der die Fruchtkammer nach dem Cavum uteri zu abschließt. Der Embryonalknoten hat sich von seiner Anlagestelle, die genau festzustellen ist, losgelöst und liegt nun frei in der Furchungshöhle. Entodermbläschen mit der Membrana prima liegt ebenfalls frei in der Furchungshöhle. Fixierungsflüssigkeit: Eisenessigsublimat. Zeiss: Oc. 3. Obj. D.

Fig. 5. Wuchernde Grundwand des Trophoblastmantels mit dem Embryonalknoten und einem Teile des Entodermbläschens, das die Furchungshöhle noch nicht vollkommen ausfüllt. Im Embryonalknoten entsteht durch intercelluläre Spaltung ein Lumen. Fixierungsfl.: Eisessigsublimat. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 6. Ein ähnliches Stadium, jedoch mit weiter entwickeltem Embryonalknoten, dessen Zellen sich zur Bildung des Ectodermschildes epithelial anordnen. Fixierungsfl.: Eisessigsublimat. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 7. Zweiblättrige Keimscheibe mit der bleibenden Amnionhöhle. Im Trophoblast Lacunen mit mütterlichem Blute, oben liegen Epithelzellen eines Drüsenganges. Die Membrana prima bildet zwischen Ectoderm und Entoderm der Keimscheibe eine scharfe Grenze. Fixierungsfl.: Zenkersche Lösung. Zeiss: Oc. 3, Obj. E.

Fig. 8. Schnitt einer Keimscheibe, in der sich die erste Spur der ectodermalen Wucherung im Ectoderm zeigt, wodurch der Primitivstreifen gebildet wird. Das Entoderm liegt der wuchernden Zone zwar dicht an, ist aber bestimmt abgrenzbar. Membrana prima zu beiden Seiten derselben noch deutlich sichtbar. Fixierungsf.: Eisessigsublimat. Zeiss: Oc. 1, Obj. D.

Fig. 9. Querschnitt einer Keimscheibe, bei der in sechs Schnitten die ectodermale Wucherung zu sehen ist. Das einzellige Entoderm ist durch einen Spalt vom Ectoderm abgesetzt. Die Membrana prima ist unter der wuchernden Zone nicht festzustellen; sie tritt in den seitlichen Partien des Schildes deutlich in Erscheinung. Fixierungsfl.: Eiessigsublimat. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 10—12. Drei Schnitte einer Keimscheibe mit schön ausgeprägtem Primitivstreifen und Primitivrinne. Vom Primitivstreifen ist nach beiden Seiten hin eine Mesodermschicht gebildet. Im vorderen Keimbezirk ist kein Mesoderm vorhanden. Fixierungsfl.: Eisessigsublimat.

Fig. 10. Schnitt durch den vorderen Teil des Primitivstreifens (Primitivknoten), von dem nach der linken Seite einige Mesodermzellen entwickelt sind. Auf der rechten Seite liegt, getrennt vom Primitivstreifen, zwischen der Membrana prima und dem unteren Keimblatte eine dünne Mesodermschicht, die in den caudalwärts gelegenen Schnitten an Bedeutung gewinnt und mit dem von Primitivstreifen gebildeten Mesoderm eine zusammenhängende Zellplatte bildet (vgl. Fig. 12). Das einzellige Entoderm ist mit Sicherheit abzugrenzen. Zeiss: Oc. 1. Obj. D.

Fig. 11 *a* u. *b*. Schnitt aus dem vorderen Keimbezirk der Keimscheibe: *a*, linke Randzone, *b*, der mittlere Teil des Schnittes. Eine in Teilung befindliche Ectodermzelle durchsetzt die ganze Dicke der Scheibe. Zeiss: Oc. 3, Obj. E.

Tafel II.

Fig. 12. Schnitt durch die Primitivstreifenregion. Das Entoderm ist vom Meso-Ectoderm durch einen Spalt getrennt, seitwärts legt es sich an die dünnen Ränder der Mesodermflügel. Zeiss: Oc. 1, Obj. D.

Fig. 13—20. Verschiedene Querschnitte einer Keimscheibe, die im Primitivstreifengebiete dreiblättrig ist. Der Primitivstreifen mit tief einschneidender Primitivrinne liegt auf der rechten Schildseite. Die rechte Mesodermanlage des Primitivstreifens ist bereits unter der Randzone des Schildes über den Primitivknoten hinaus nach vorn gewuchert (»Peripherer Mesodermstreifen«, Fig. 14—19). Fixierungsfl.: Eisessigsublimat.

Fig. 13. Schnitt durch den vorderen Teil des Primitivstreifens. Keimscheibe mit Trophoblastdecke. Linke Schildseite noch zweiblättrig. Entoderm einschichtig und getrennt. Auf der Membran liegt eine körnige Auflagerung. Zeiss: Oc. 3, Obj. A.

Fig. 14. Rechte Seite des ersten Schnittes unmittelbar vor dem Primitivstreifen. Vom Ectodermschild nur die untere Zellschicht gezeichnet. Primitivrinne beginnt sich auszugleichen. Das Mesoderm unter dem rechten Schildrande kräftig entwickelt. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 15—19. Diese Abbildungen zeigen das Entoderm und das »periphere Mesoderm« unter dem rechten Schildrande in fünf aufeinanderfolgenden Schnitten des vorderen Keimbezirkes. Das Ectoderm liegt durch einen Spaltraum völlig getrennt, daher nicht gezeichnet. Das untere Keimblatt besteht aus niedrigen Zellen und zeigt keine Wucherungserscheinungen. Der periphere Mesodermstreifen liegt fest eingeschlossen zwischen der Membran und dem Entoderm; cranialwärts wird er allmählich schmaler und niedriger. Seine Zellen sind überall von denen des unteren Keimblattes zu unterscheiden. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 20. Schnitt vor dem peripheren Mesodermstreifen. Entoderm einzellig. Ectodermschild in der Mitte verdickt, die Zellen sind locker gelagert; es fehlt die epitheliale Anordnung. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 21. Teil eines Schnittes aus dem vorderen Bereiche einer Keimscheibe. Ectodermschicht nicht gezeichnet. Das mehrschichtige Entoderm liegt dem Mesoderm zwar dicht an, ist aber bestimmt und deutlich abgegrenzt. Fixierungsflüssigkeit: Eisessigsublimat. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 22. Querschnitt durch den vorderen Teil des Primitivknotens einer Keimscheibe mit ausgebildetem Primitivstreifen nebst Mesodermflügeln. Zu beiden Seiten des nach unten vorspringenden Knotens zeigt sich eine getrennt liegende Mesodermschicht auf dem Entoderm, die auf der linken, schmalen Seite bis zum Schildrande reicht. Das Entoderm ist einzellig und scharf abgegrenzt. Fixierungsfl.: Eisessigsublimat. Zeiss: Oc. 3, Obj. D.

Fig. 23 u. 24. Zwei Querschnitte aus der vorderen Region einer Keimscheibe, in der der Primitivstreifen eine asymmetrische Lage einnimmt. Der Kopffortsatz ist bereits entwickelt. Fixierungsfl.: Zenkersche Lösung. Zeiss Oc. 3, Obj. D.

Fig. 23. Schnitt durch den hinteren Teil des Kopffortsatzes. Der mehrschichtige Kopffortsatz steht auf der linken Seite mit einer mehrere Zellenlagen starken Mesodermschicht, die bis zum Schildrande reicht, im Zusammenhange. Die rechte, breite Seite ist mesodermfrei. Entoderm abgesetzt und einschichtig.

Fig. 24. Schnitt durch den vorderen Teil des Kopffortsatzes, der median in Gestalt einer dünnen, schmalen Schicht, die mit dem peripheren Mesoderm unter dem linken Schildrande nicht mehr in Verbindung steht, hervortritt. Auf der rechten Seite ist keine Mesodermzelle vorhanden. Entoderm median niedriger als in der Randzone, überall einzellig.

Fig. 25 u. 26. Ebenfalls zwei Querschnitte aus dem vorderen Keimscheibengebiet. Ectodermschild vielfach gebogen. Fixierungsfl.: Eisessigsublimat. Zeiss: Oc. 3, Obj. A.

Fig. 25. Schnitt unmittelbar vor dem Primitivknoten. Kopffortsatz buchtet das Entoderm nach dem Innern der Keimblase vor. Die linke Seite enthält vom Kopffortsatz bis zum Schildrande Mesodermzellen, die in der Nähe des Randes mehrfach geschichtet sind. Auf der rechten Seite liegt nur unter dem äußersten Rande des Schildes ein dünner Mesodermstreifen. Das untere Keimblatt ist abgrenzbar und enthält nur wenige Kernteilungsfiguren.

Fig. 26. Schnitt aus dem vordersten Bereiche der Keimscheibe. Der größere Teil des Schnittes ist dreiblättrig. Entoderm ist einzellig und unverdickt, überall deutlich abgesetzt. In dem Spaltraume zwischen Mesoderm und Ectoderm liegt die Membrana prima abgehoben.

Fortpflanzung und Keimzellenbildung von Rhabditis aberrans, nov. sp.

Von

Eva Krüger.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Freiburg im Br.)

Mit Tafel III—VI.

Inhalt.

		Seite
I.	Einleitung	87
II.	Material und Methode	91
III.	Morphologie der *Rhabditis aberrans*	92
IV.	Fortpflanzungsweise	95
V.	Ovogenese	98
VI.	Eindringen des Spermiums	104
VII.	Spermatogenese	106
VIII.	Das Chromatin während der ersten Embryonalentwicklung	112
IX.	Zusammenfassung	113
X.	Theoretisches	114
	Literaturverzeichnis	121
	Erklärung der Abbildungen	123

I. Einleitung.

Nachdem das Vorkommen von Heterochromosomen und ihre Beziehung zur Geschlechtsbestimmung bei gonochoristischen Arten der verschiedensten Tierklassen nachgewiesen worden war, ergab sich zunächst die Frage, auf welche Weise der verschiedene Chromosomenbestand von Männchen und Weibchen bei denjenigen Tieren hergestellt wird, welche einen komplizierteren Entwicklungscyclus durchmachen, und zwar einen Generationswechsel zwischen einer parthenogenetischen oder hermaphroditischen Generation und einer getrenntgeschlechtlichen.

Für die Lösung der ersten Frage sind besonders die Arbeiten von T. H. Morgan (1909 und 1912), W. B. von Baehr (1909) und Stevens

(1909) an Phylloxeriden und Aphididen bedeutungsvoll geworden. Die genannten Autoren konnten eine doppelte Regulation der Chromosomenzahl feststellen. Einmal nämlich lassen sich unter den Eiern, die zur Entstehung der getrenntgeschlechtlichen Generation führen, zwei Sorten unterscheiden: Weibcheneier, die den gesamten Chromatinbestand enthalten, und Männcheneier, in denen die Autosomen vollzählig, die Geschlechtschromosomen nur zur Hälfte vertreten sind. Die Verminderung der Zahl der Geschlechtschromosomen in den Männcheneiern auf die Hälfte wird nach MORGAN (1912) dadurch bewirkt, daß die betreffenden chromatischen Elemente nach der Reifeteilung mit dem Richtungskörper ausgestoßen werden; VON BAEHR hingegen konnte für *Aphis saliceti* zeigen, daß schon vor der Reifeteilung nur die Hälfte der Geschlechtschromosomen in der Äquatorialplatte vorhanden ist. Die zweite Chromatinregulation vollzieht sich während der Spermatogenese, und zwar in der Weise, daß Samenzellen mit Geschlechtschromosomen gebildet werden, die zur Befruchtung fähig sind, und Spermien ohne Geschlechtschromosomen, welche der Degeneration anheimfallen.

Über das Verhalten des Chromatins im Falle eines Generationswechsels zwischen Hermaphroditismus und gonochoristischer Fortpflanzung berichten die Arbeiten von BOVERI (1911) und SCHLEIP (1911 a und b). Beide Verfasser untersuchten das gleiche Objekt, *Angiostomum nigrovenosum*, und stimmen in den Hauptpunkten miteinander überein. Da ich im Verlauf meiner Arbeit noch mehrfach auf die Ergebnisse dieser Untersuchungen zurückkommen werde, halte ich es für zweckmäßig, einen kurzen Überblick über dieselben zu geben.

Beide Autoren stimmen zunächst darin überein, daß in der Keimbahn der gonochoristischen Weibchen zwölf Chromosomen, in der der Männchen elf vorhanden sind; zehn davon sind jeweils Autosomen, beim Weibchen die zwei andern, beim Männchen das eine übrige dagegen Geschlechtschromosomen. Die Weibchen bilden demnach reife Eier mit sechs chromatischen Elementen, während die Männchen, wie BOVERI zeigen konnte, Spermien mit fünf und Spermien mit sechs Chromosomen liefern. Von diesen beiden Spermiensorten kann aber nur die mit dem Geschlechtschromosom zur Befruchtung gelangen, denn die Individuen der parasitisch-hermaphroditischen Generation haben das Soma von Weibchen und besitzen in ihren Ovogonien, wie SCHLEIP und BOVERI angeben, zwölf Chromosomen. Da nun auch die Spermatocyten dieser Zwitter in letzter Linie aus den Ovogonien hervorgehen, müssen sich in der Spermatogenese zwei Geschlechtschromosomen nachweisen lassen. Dies ist tatsächlich der Fall, und zwar sind die Geschlechtschromosomen nach SCHLEIP, schon in den Spermatocyten I. O. dadurch ausgezeichnet, daß sie sich frühzeitiger als die gewöhnlichen Chromosomen herausdifferenzieren, wobei noch eines dem andern besonders vorauseilt. Während der beiden Samenreifeteilungen fallen die Geschlechtschromosomen dadurch auf, daß sie sich bei der Wanderung zu den Spindelpolen den Autosomen gegenüber verspäten. Ein weiterer Unterschied macht sich in der Art der Teilung bemerkbar; die Autosomen erleiden nämlich in der ersten Samenreifeteilung die Reduktion, in der zweiten werden sie äqual geteilt; umgekehrt verhält es sich mit den Geschlechtschromosomen. Auf diese Weise werden jeder Spermatocyte II. O. zwei Heterochromosomen und fünf gewöhnliche Chromosomen zugeteilt, jeder Spermatide ein Geschlechtschromosom neben den fünf Autosomen. Erst während der Umwandlung der Spermatiden in die Spermien tritt nun die Chromatinregulation, nach SCHLEIP in der Weise ein, daß je eines der beiden Heterochromosomen in der Nähe der Äquatorialplatte in einer dunkel gefärbten Plasmazone liegen bleibt, die später von den fertigen Spermien als Restkörper abgelöst wird und zu grunde geht. In seltenen Fällen kann es vorkommen, daß beide Geschlechtschromosomen in eine Spermatide gelangen. Im allgemeinen aber entstehen zweierlei Spermien, die bei der Befruchtung der Eier, die alle sechs Chromosomen enthalten, Embryonen mit elf und Embryonen mit zwölf Chromosomen, also die Männchen, bzw. die Weibchen der getrenntgeschlechtlichen Generation liefern.

Außer bei *Angiostomum nigrovenosum* mit seinem komplizierten Entwicklungscyclus konnten auch in einfacheren Fällen bei Nematoden Geschlechtschromosomen nachgewiesen werden; nämlich bei *Ascaris megalocephala* und *lumbricoides*, *Ascaris felis*, *Heterakis* und *Strongylus*-Arten (BOVERI [1909], EDWARDS [1910], GULICK [1911]). Es schien deshalb von Interesse, gerade bei den Nematoden, deren Heterochromosomen in ihrem Verhalten relativ gut bekannt sind, weitere Fragen nach der Beziehung zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung zu untersuchen. So unternahm ich es im März 1911 auf Anraten des Herrn Professor SCHLEIP, die cytologischen Grundlagen für die Fortpflanzungsverhältnisse derjenigen freilebenden Nematoden aufzusuchen, deren Biologie nach den Arbeiten von MAUPAS (1900) und POTTS (1910) besonders dafür geeignet schien.

MAUPAS beschreibt in seiner Abhandlung über die Fortpflanzungsverhältnisse freilebender Nematoden eine ganze Reihe von Arten, die sich fast nur aus Individuen weiblichen Körperbaues zusammensetzen. Bei genauer Untersuchung stellte es sich heraus, daß die vermeintlichen Weibchen proterandrische, autogame Hermaphroditen sind. Die Bildung von Spermien geschieht einmal zu Beginn der Geschlechtsreife. Nur für *Rhabditis gurneyi* konnte Potts feststellen, daß zwei- oder sogar dreimal ein neuer Spermienvorrat entsteht; ähnlich ist es ja auch bei *Angiostomum nigrovenosum.* Neben den Weibchen gibt es bei den hermaphroditischen Arten immer noch einige wenige Männchen; dieselben sind nicht als Complementärmännchen, wie die Männchen der Cirripedien, aufzufassen, sondern sie stellen nach Maupas und Potts atavistische Individuen dar, die sich von einem früheren, gonochoristischen Zustand herleiten und mit der Vervollkommnung des Hermaphroditismus mehr und mehr an Zahl abnehmen, während sie zugleich ihren sexuellen Instinkt einbüßen. Neben diesen Hermaphroditen finden sich unter den freilebenden Nematoden parthenogenetische Arten, bei denen die Männchen ganz reduziert sind, und bei denen im Weibchen kein Sperma mehr gebildet wird.

Die Frage nach den geschlechtsbestimmenden Ursachen ist bei diesen Nematoden offensichtlich recht kompliziert, aber auch sehr interessant. Es ergeben sich folgende Einzelfragen für die speziell cytologische Behandlung des Problems:

Bilden die hermaphroditischen, autogamen Nematoden ohne Generationswechsel regelmäßig zweierlei Spermien in gleicher Zahl wie es *Angiostomum nigrovenosum* tut? Wenn das der Fall ist, liegt dann die Erklärung für das seltene Auftreten der Männchen darin, daß die Spermien ohne Geschlechtschromosom etwa wie bei den Männchen der Aphididen und Phylloxeriden degenerieren und nur in seltenen Fällen erhalten bleiben, um durch eine Befruchtung das Vorkommen der Männchen zu bedingen?

Oder tritt etwa die Chromatinregulation, die zur Bildung von zweierlei Spermien führt, nur noch selten ein?

Welcher Unterschied besteht in dem Verhalten des Chromatins in Ovo- und Spermatogenese?

Und zweifellos hat auch die cytologische Untersuchung der parthenogenetischen Nematoden, die bis jetzt noch aussteht, ein Interesse.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Weismann, meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die gütige Überlassung des Themas; ihm und Herrn Professor

Dr. Doflein danke ich aufrichtig für das freundliche Interesse, das sie meiner Arbeit entgegenbrachten. Vor allem ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Professor Dr. Schleip, für die Anregung zu dieser Arbeit und seine zahlreichen, wertvollen Ratschläge, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Ferner möchte ich es nicht unterlassen, dem Herrn Privatdozenten Dr. Kühn, Assistent am hiesigen Institut, für mannigfache, freundliche Hilfe aufrichtig zu danken.

Auch hier möchte ich Herrn Professor Dr. E. Bresslau in Straßburg i. Els. meinen herzlichsten Dank sagen für die liebenswürdige Unterstützung, die er mir durch seinen erfahrenen Rat bei der Bestimmung des *Rhabditis* zuteil werden ließ.

II. Material und Methode.

Zur Untersuchung der Frage nach dem Vorkommen und Verhalten der Geschlechtschromosomen bei hermaphroditischen, autogamen Nematoden diente mir *Rhabditis aberrans* nov. sp., die ich im nächsten Kapitel genauer beschreiben werde. Ich erhielt die Art neben verschiedenen andern Rhabditiden aus feuchter Erde des Mooswaldes bei Freiburg i. Br. Bringt man nämlich auf solche feucht und dunkel gehaltene Erdproben eine leicht faulende Substanz, etwa Fleischstücke irgendwelcher Art — ich selbst verwendete Pferdefleisch — so treten nach wenigen Tagen große Mengen von Nematoden in der Umgebung des Fäulnisherdes auf. Wie schon Schneider (1866) angibt, ernähren sich zahlreiche Vertreter der Gattung *Rhabditis* von Substanzen, die sich in Zersetzung befinden. Sobald die zur Verfügung stehende Nahrung aufgezehrt ist, sterben die erwachsenen Individuen ab; die Larven aber encystieren sich und überdauern auf diese Weise mehr oder weniger lange Perioden von Nahrungsmangel. Entstehen dann neue Fäulnisherde im Boden, so schlüpfen die Larven aus und wandern der nahrungsreichen Stelle zu, um dort heranzuwachsen und sich zu vermehren. Wenn auch hier alle Nährsubstanz verbraucht ist, enzystieren sich die vorhandenen Larven in derselben Weise, wie oben angegeben wurde. Daher kommt es, daß man überall in feuchter Erde lebende Nematoden oder eingekapselte Larven findet, natürlich eine Anzahl verschiedener Arten nebeneinander. So befanden sich in den Erdproben meiner ersten Kulturen vier Arten der Gattung *Rhabditis*, von denen aber zwei getrennten Geschlechtes und daher für meine Untersuchung unbrauchbar waren. Von den beiden andern züchtete ich die größere, in technischer Hinsicht zur Bearbeitung vorteilhaftere Art in Reinkultur weiter, indem ich in Glasschälchen von 5 cm Durchmesser je ein Tierchen isolierte und ihm zur Nahrung einige Tropfen faulenden Fleischsaftes gab. Diese Nährflüssigkeit stellte ich mir auf sehr einfache Weise dadurch her, daß ich Fleisch in kleine Stücke zerschnitt und in Leitungswasser ausziehen ließ. Die Lebensweise der Tiere konnte in diesem relativ durchsichtigen Medium leicht unter dem Mikroskop verfolgt werden.

Zur Untersuchung der cytologischen Fragen wurden große Mengen von Nematoden mit heißem Sublimat nach GILSON-PETRUNKEWITSCH fixiert, bis zum absoluten Alkohol in der Centrifuge behandelt und dann mit Hilfe von kurzen dünnen Glasröhrchen in Celloidin-Paraffin eingebettet. Sodann wurden 10 μ dicke Schnitte angefertigt und nach verschiedenen Methoden gefärbt. Für die Stadien der Spermatogenese erwiesen sich Eisenhämatoxylin mit Lichtgrün oder ohne Gegenfärbung sowie Boraxcarmin-Bleu de Lyon als besonders vorteilhaft. Die letztgenannte Färbung war neben Alauncarmin auch für die Stadien der Eireife günstig; ebenso lieferte DELAFIELDS Hämatoxylin-Pikrocarmin schöne und klare Bilder. Ferner wurden Totalpräparate von Eiern durch Zerquetschen der Würmer hergestellt und mit DELAFIELDS Hämatoxylin-Pikrocarmin gefärbt. Zum Studium der Eireife und Befruchtung dienten außerdem Beobachtungen am lebenden Tier.

III. Morphologie der Rhabditis aberrans.

Die Nematodenart, die mir als Untersuchungsobjekt diente, gehört der Gattung *Rhabditis* an; da ich sie bei eingehendem Vergleiche mit keiner der bisher beschriebenen hermaphroditischen *Rhabditis*-Formen identifizieren konnte und da auch Herr Professor Dr. E. BRESSLAU, als Kenner der freilebenden Nematoden, mir in der freundlichsten Weise nach genauer Prüfung bestätigte, daß es sich um eine unbekannte Art handelte, so hatte ich dieselbe zu benennen und gebe ihr den Namen *Rhabditis aberrans* n. sp. Der Name wurde im Hinblick auf die eigenartigen Fortpflanzungs- und Geschlechtsverhältnisse gewählt, die von den Fortpflanzungsverhältnissen aller bisher genau untersuchten Tiere abweichen.

Ehe ich jedoch auf dieselben eingehe, will ich eine genaue Schilderung der Morphologie vorausschicken und zunächst einen Überblick über die Größenverhältnisse in Form zweier Tabellen geben. In der ersten Tabelle sind nur Durchschnittswerte angeführt, denn die Tiere wachsen, vom Beginn der Geschlechtsreife an gerechnet, noch beträchtlich heran, von etwa 850 μ Gesamtlänge bis auf 1500 μ. Die zweite Tabelle enthält hingegen relativ konstante Werte, da die darin angegebenen Verhältnisse der einzelnen Körperteile zur Länge des ganzen Körpers sich nicht wesentlich ändern.

Tabelle I.

Gesamtlänge	1330 μ	853 μ
Mundhöhle	18 »	11 »
Oesophagus	250 »	105 »
Schwanz	143 »	60 »
Körperbreite	80 »	60 »
Entfernung Vorderende—Vulva	714 »	— »
Spicula	— »	40 »

Tabelle II.

Verhältnis der Längen zur Gesamtlänge:

Mundhöhle Gesamtlänge:	1,35 %	1,3 %
Oesophagus Gesamtlänge:	18,8 %	12,3 %
Schwanz Gesamtlänge:	10,1 %	7,5 %
Körperbreite Gesamtlänge:	6 %	7,5 %
Vorderende Vulva Gesamtlänge:	53,7 %	—
Spicula Gesamtlänge:	—	4,7 %

Die Art *Rh. aberrans* wird wie die von MAUPAS (1900) und POTTS (1910) geschilderten Hermaphroditen fast ausschließlich von Individuen mit der äußeren Organisation von Weibchen vertreten. Indem ich mich auf dieses äußere Merkmal beziehe, werde ich im folgenden, wie dies auch MAUPAS und POTTS tun, die Hermaphroditen stets als Weibchen bezeichnen. Eine geschlechtsreife *Rhabditis aberrans* weist folgenden Bau auf:

Der Mund ist von sechs Lippen umstellt, die je eine kurze Papille tragen. Die Mundhöhle ist von einer Chitinschicht ausgekleidet und führt in den Oesophagus, an dem eine vordere und eine hintere Verdickung zu unterscheiden sind. Der hintere Bulbus ist am stärksten gewölbt und trägt einen dreiteiligen Zahnapparat (Taf. III, Fig. 1 u. 2). Auf den Oesophagus folgt der gleichmäßig breite Darm, der erst dicht vor seiner ventral gelegenen Mündung in einen kurzen, schmalen Enddarm übergeht (Taf. III, Fig. 1 u. 3). An dieser Stelle befinden sich zwei große, runde Drüsenzellen, die Analdrüsen (Taf. III, Fig. 3).

Der Schwanz (Taf. III, Fig. 2 u. 3) läuft in eine feine Spitze aus und erleidet etwa auf der Mitte zwischen After und Schwanzende einen leichten Knick dorsalwärts.

Der Nervenring umfaßt den Oesophagus dicht unterhalb des ersten Bulbus (Taf. III, Fig. 1 u. 2).

Die Excretionsorgane sind am lebenden Tier schlecht sichtbar und wurden nicht eingezeichnet, da sie keine zur Charakteristik des Tieres wesentliche Merkmale darstellen.

Die Geschlechtsöffnung, die Vulva, liegt ventral, aber nicht genau in der Mitte des Körpers, sondern caudalwärts verschoben (Tabelle II. Vulva). Die Ovarien (Taf. III, Fig. 1 und Taf. IV, Fig. 7) sind paarige Schläuche, deren blinde Enden dorsal, annähernd auf der Höhe der Vulva liegen. Die Länge des dorsalen Teiles der Eischläuche vom blinden Ende bis zur Umbiegungsstelle nach der Ventralseite beträgt etwa 230 μ; die beiden ventralen Ovarialabschnitte vereinigen sich vor der Vulva zu einer kurzen Vagina. Keimzone, Synapsis- und Wachstumszone findet man im dorsalen Teil; ventral liegen ebenfalls noch einige stark herangewachsene Ovocyten; hier schließt sich jederseits ein kurzes leicht gewundenes Receptaculum seminis an, (Fig. 1 u. 6). das die zu Anfang der Geschlechtsreife vom Weibchen selbst gebildeten Spermien enthält. Auf das Receptaculum folgt der Uterus, der jederseits höchstens fünf bis sechs Eier und Embryonen einschließt.

Betrachtet man die Keimdrüsen eines eben geschlechtsreif gewordenen Weibchens (Taf. III, Fig. 6), so fällt im dorsalen Abschnitt jederseits die Hodenzone, an der Umbiegungsstelle zur Ventralseite die Ansammlung der fertigen Spermien auf. Der Uterus zeigt noch deutlich die Kerne seiner Wandung, die erst später beim Eintreten der Eier plattgedrückt und unsichtbar werden.

Neben den Weibchen treten in geringer Zahl Männchen auf, die bedeutend kleiner als die Weibchen sind (Tabelle I). Man erkennt ein Männchen leicht an seinem hellen Hoden, seinem gedrungenen Körperbau und der breiten Bursa am Schwanzende (Taf. III, Fig. 4). An dem unpaaren Keimschlauch (Taf. IV, Fig. 8) ist ein kurzer, dorsaler Abschnitt mit Keim- und Synapsiszone und ein langer, ventraler Teil mit der Zone der Reifeteilungen und fertigen Spermien zu unterscheiden. Der Endabschnitt des Hodens, das Vas deferens, ist mit Spermien dicht angefüllt; es mündet mit dem Darm zusammen nach außen. An dieser Stelle befinden sich zwei starke, im Leben hellbräunlich gefärbte Spicula und ein dorsales, kürzeres Mittelstück (Taf. III, Fig. 5).

Der Schwanz endigt mit einer feinen, geraden Spitze, die von der häutigen Bursa nicht mit umhüllt wird (Fig. 5). Die Bursa trägt jederseits neun Papillen, die in Gruppen von 2, 3, 3 und 1 angeordnet sind, wie die Fig. 5 veranschaulicht.

IV. Fortpflanzungsweise.

Die Lebensweise der *Rhabditis aberrans* gleicht in vielen Punkten der Biologie der von Maupas (1900) beschriebenen hermaphroditischen Nematoden.

Ein Weibchen bringt im Laufe von 4—5 Tagen 220—260 Eier hervor. Während der ersten 3 Tage werden die Eier auf dem 4- bis 32-Zellenstadium abgelegt; dann aber tritt, wie dies Maupas für verschiedene Rhabditiden angibt, eine Verzögerung der Eiablage ein, so daß die Eier erst auf einer späteren, dem Larvenstadium nahen Entwicklungsstufe nach außen gelangen. In etwa der Hälfte der beobachteten Fälle schlüpften die Larven sogar noch im Uterus aus der Eihülle, fraßen das Muttertier allmählich aus und machten häufig ihre erste Häutung noch innerhalb der mütterlichen Cuticula durch, die recht widerstandsfähig ist und nur durch die kräftigen Bewegungen der jungen Larven zerstört wird.

Wie Maupas beobachtet hat, werden nach den entwicklungsfähigen Eiern noch zwei- bis dreimal so viele unbefruchtet abgelegt, die dann degenerieren. Die Ursache ist nach Maupas in der Erschöpfung des Spermienvorrates der Hermaphroditen zu suchen. Eine derartige Beobachtung ließ sich an *Rhabditis aberrans*, wenigstens in dem gleichen Maße, nicht machen. Wohl zerfallen stets einige der letzten Eier, aber nicht weil sie unbefruchtet bleiben, sondern weil das Muttertier selbst durch die oben geschilderte Entwicklung der Larven in ihrem Körper geschädigt wird. Ebenso degeneriert eine Anzahl von Eiern bei denjenigen Individuen, welche nicht durch die Larven zerstört werden; doch auch hier kann die Erscheinung auf anormale Bedingungen innerhalb des mütterlichen Organismus zurückgeführt werden, denn solche zerfallende Eier fanden sich ausschließlich in den ältesten Tieren meiner Kulturen, die durch ihre lang gestreckte Haltung und fast absolute Bewegungslosigkeit erkennen ließen, daß sie ihre Lebenstätigkeit einzustellen begannen. Die Annahme, daß bei *Rhabditis aberrans* Mangel an Sperma die Degeneration der letzten Eier verursacht, ist aus bestimmten Gründen, die ich bald erwähnen will, unhaltbar.

Die Entwicklung der Eier geht unter normalen Bedingungen in folgender Weise vor sich: spätestens 2 Tage nach der Reifung des

Eies schlüpft aus der Hülle eine junge Larve aus, die innerhalb 10 bis 11 Tagen unter viermaliger Häutung heranwächst. Nach der Zahl der Häutungen lassen sich also fünf Entwicklungsstadien unterscheiden, von denen vier der Larvenperiode angehören, das letzte aber durch den Beginn der Keimzellenbildung als das Stadium der Geschlechtsreife gekennzeichnet wird. Bei *Rhabditis aberrans* entstehen, wie bei andern freilebenden hermaphroditischen Nematoden, zuerst die Samenzellen, nach einem Zeitraum von etwa 2 Tagen die Eier. Eine wiederholte Spermienbildung ist bei der vorliegenden Art nicht nachweisbar. Die Eiproduktion dauert 4—5 Tage; wenn ein Tier dann nicht von den Larven innerhalb seines Körpers zerstört wird, bleibt es noch 2—3 Tage am Leben, nimmt aber kaum noch Nahrung auf, liegt beinahe regungslos am Boden des Kulturschälchens und läßt die oben beschriebene Degeneration der letzten Eier erkennen.

Nachdem die Entwicklung der *Rhabditis aberrans*, wie sie unter normalen Bedingungen verläuft, geschildert worden ist, erübrigt es noch, zu untersuchen, inwiefern sie durch äußere Einflüsse verändert werden kann.

Über die Bedeutung der Ernährung vermag ich nur wenig auszusagen. Verdünnung der Nährflüssigkeit brachte eine Größenabnahme, Konzentrierung ein stärkeres Wachstum der Tiere mit sich. Die Zeitdauer der Entwicklung und die Zahl der abgelegten Eier blieben unverändert.

Die Höhe der Temperatur ist auf die Lebensäußerungen der *Rhabditis aberrans* von großem Einfluß. Bei Temperaturen von 10—25° C blieben die normalen Verhältnisse bestehen; stieg jedoch das Thermometer im Zimmer über 26° C, so machte sich eine Hemmung aller Lebensprozesse bemerkbar. Die Eiproduktion hörte allmählich auf, erwachsene Tiere und Larven starben ab, und die Embryonen gelangten nicht mehr zur Entwicklung. Ähnliche Degenerationserscheinungen beobachtete Maupas schon bei Temperaturen von 23—24° C in Kulturen verschiedenen Alters, und führte die Schädigung der Tiere ebenfalls auf die Wirkung der erhöhten Temperatur zurück.

Ein wichtiger Faktor für die Erhaltung der normalen Lebensweise ist in einer genügenden Zufuhr von Sauerstoff gegeben. Befand sich nämlich in einem Kulturschälchen eine so hohe Flüssigkeitsschicht, daß sich die Nematoden trotz lebhaft schlängelnder Bewegungen nicht mehr längere Zeit hindurch an der Oberfläche halten konnten, so gingen sie bald zugrunde.

Schließlich muß ich noch eine Schädigung erwähnen, die sich in ähnlichen Degenerationserscheinungen bemerkbar machte, wie die durch die hohe Temperatur hervorgerufenen, eine Schädigung, die nach meiner Ansicht durch eine zu reichliche Anhäufung der Excretstoffe der Nematoden hervorgerufen wird. Hielt ich nämlich die Tiere länger als 5—6 Wochen in der gleichen Kulturschale, ohne an der vorhandenen Nährflüssigkeit etwas zu ändern, so wurde bald die volle Größe von den heranwachsenden Individuen nicht mehr erreicht, die Entwicklungsperiode wurde auf 20—22 Tage verlängert und die Eiproduktion um ein Drittel herabgesetzt. Nach wenigen Tagen starben die betreffenden Kulturen ganz aus. Wie ich schon erwähnte, ist wahrscheinlich die giftige Wirkung der eignen Excretstoffe die Ursache jener Erscheinungen, denn wenn die Tiere im Anfang der Degenerationsperiode in gleich alten, aber reinen Fleischsaft übertragen wurden, traten die normalen Verhältnisse wieder ein.

Was nun das Vorkommen der Männchen bei der Art *Rhabditis aberrans* betrifft, so beträgt ihre Zahl im Verhältnis zu der der Weibchen nur 0,4°/$_{00}$. Neben vielen kleinen Zählungen wurden noch drei große Kulturen genau durchgesehen, in denen ich übereinstimmend mit meinen ersten Berechnungen die genannte Zahl feststellen konnte; die Kulturen enthielten:

5 000 ♀♀	2 ♂♂
2 448 »	— »
2 563 »	2 »
10 011 ♀♀	4 ♂♂

Diese überaus seltenen Männchen sind jedenfalls nur atavistische Formen, wie es auch die Männchen der übrigen freilebenden, hermaphroditischen Nematoden sind. Maupas und Potts nehmen für diese Männchen ganz allgemein an, daß sie mit der Entwicklung von der getrenntgeschlechtlichen Fortpflanzung zum Hermaphroditismus und von diesem zur Parthenogenese mehr und mehr an Zahl abnehmen, bis sie bei Arten mit vollkommener Parthenogenese ganz ausfallen.

Nur ein einziges Mal im Verlauf meiner 16monatlichen Beobachtung trat ein Abweichen im Vorkommen der Männchen ein; und zwar beobachtete ich Ende August 1911 in mehreren Kulturen viel mehr Männchen als gewöhnlich. Ich entnehme meinem Tagebuch die betreffenden Werte (S. 98):

24.	VIII.	11.	Kultur	10	800	♀♀	6	♂♂
25.	»	»	»	5	46	»	1	»
25.	»	»	»	6	80	»	2	»
25.	»	»	»	9	220	»	3	»
26.	»	»	»	18	350	»	12	»
28.	»	»	»	24	367	»	3	»
28.	»	»	»	11	93	»	4	»
28.	»	»	»	15	38	»	1	»
					1994	♀♀	32	♂♂

Die Zahl der Männchen in diesen Kulturen wuchs also von 0,4°/$_{00}$ auf 16°/$_{00}$, d. h. auf das 40fache der Normalzahl. Welche Ursachen diese plötzliche Vermehrung bedingten, kann ich nicht angeben; schon in der nächsten Generation war das normale Verhältnis wieder hergestellt. Die acht Kulturen, in denen sich die relativ große Menge von Männchen befand, waren mit noch acht andern zugleich angesetzt, und alle wurden in derselben Weise gehalten. Auch die Stammtiere aller 16 Kulturen waren einer und derselben älteren Kultur entnommen. Trotzdem machte sich nur in der Hälfte der Fälle ein abweichendes Verhalten im Vorkommen der Männchen bemerkbar.

Der sexuelle Instinkt der Männchen ist bei *Rhabditis aberrans* vollständig verloren gegangen, genau wie bei den von Maupas beschriebenen Arten: *Rhabd. Caussaneli*, *Rhabd. Perrieri*, *Rhabd. dolichura.* Auch die Männchen, die in den oben erwähnten Kulturen in größerer Zahl als gewöhnlich auftraten, verhielten sich in dieser Beziehung ebenso wie die übrigen Männchen der Art und copulierten niemals.

Da an dieser Stelle über die Fortpflanzung der *Rhabditis aberrans* gesprochen wurde, so muß gleich hier die merkwürdige und theoretisch wichtige Tatsache angeführt werden, daß die ihrem Bau nach hermaphroditische Art *Rhabditis aberrans* sich doch fast rein parthenogenetisch vermehrt. Auf dieses eigenartige Verhalten der Art kam ich erst durch die genaue cytologische Untersuchung, und die Beweise für die angegebene Tatsache werde ich im Kapitel über die Ovogenese geben.

V. Ovogenese.

1. Das Ovarium in den ersten Larvenstadien.

Ehe ich mit der Betrachtung der Eireifung beginne, möchte ich kurz den Bau der jüngsten Ovarialanlage und ihre erste Entwicklung schildern, besonders, weil diese Verhältnisse bei *Rhabditis aberrans* anders liegen, als sie für *Angiostomum nigrovenosum* von Neuhaus (1903) beschrieben worden sind. Dagegen stimmen meine Beobachtungen mit denen überein, die Maupas (1899) an freilebenden Rhabditiden gemacht hat.

Neuhaus gibt an, daß bei dem die Eihülle verlassenden *Angiostomum* die Geschlechtsanlage aus 16—20 Zellen besteht; für dieses Stadium beschreibt Neuhaus noch keine Differenzierung in Geschlechtszellen und Terminalzellen. Einige Stunden nach dem Ausschlüpfen aber ist die Geschlechtsanlage stabförmig und trägt an ihren Enden »je eine Zelle, die zwar heller erscheint, als die eigentlichen Geschlechtszellen, mit denselben aber in dem homogenen Aussehen des Plasmas, sowie der Größe der Kerne und des Nucleolus vollkommene Übereinstimmung aufweist. Diese Terminalzellen . . . weisen auf die Bestimmung hin, die Wandung des späteren Ovariums zu bilden. Ähnliche aber etwas kleinere Zellen finden sich stellenweise seitlich auf der Geschlechtsanlage, sind also offenbar von dieser abgeschieden worden, um an der Bildung der Ovarialwand teilzunehmen.«

Dem gegenüber beschreibt Maupas die Ovarialanlage der Larven von *Rhabditis Caussaneli* in folgenden Worten: »Le rudiment génital est composé de deux gros noyaux génératifs nucléolés et de deux petites cellules somatiques.« Maupas findet also schon auf dem Zweizellenstadium der Ovarialanlage neben den beiden Geschlechtszellen zwei kleine Zellen, die er den Keimzellen gegenüber als somatische bezeichnet, die demnach die Anlage der Ovarialwand darstellen. Auf dem Stadium der stabförmigen Geschlechtsanlage haben sich, nach Maupas, auch diese somatischen Zellen vermehrt, so daß man seitlich von den Geschlechtszellen eine Anzahl kleiner Hüllzellen findet. Außerdem ist oben und unten je eine Terminalzelle sichtbar, die sich aber durch ihre Kleinheit, ebenso wie die seitlichen Wandzellen von den eigentlichen Geschlechtszellen wesentlich unterscheidet.

Wie Maupas die Geschlechtsanlage von *Rhabditis Caussaneli* schildert, verhält sich dieselbe auch bei *Rhabditis aberrans*. Im Gegensatz zu *Angiostomum* besteht die Ovarialanlage der ausschlüpfenden Larve aus vier Zellen, von denen schon am lebenden Tier zwei Keimzellen und zwei Terminalzellen deutlich voneinander unterschieden sind. Noch schärfer tritt aber der abweichende Bau beider Zellarten an Schnittpräparaten hervor. Bei einer eben ausgeschlüpften Larve erkennt man ventral, unter dem Darm die Ovarialanlage, die sich aus den beiden Keimzellen und den oben und unten etwas schräg anliegenden Terminalzellen zusammensetzt (Taf. IV, Fig. 9). Das Plasma aller vier Zellen erscheint homogen, bei den Geschlechtszellen etwas heller. Die Hüllzellen haben einen kleinen, dicht von Chromatinfäden durchzogenen Kern mit einem unscheinbaren Nucleolus; der Kern der Urkeimzellen dagegen ist ein großes helles Bläschen, das durch seinen deutlich erkennbaren Nucleolus und die periphere Anordnung kompakter Chromatinklümpchen sogleich auffällt (Taf. IV, Fig. 14). Im Laufe der Entwicklung vermehren sich zunächst die Hüllzellen, so daß man neben den beiden Geschlechtszellen bald sechs bis acht Wandkerne unterscheiden kann (Taf. IV, Fig. 10). Dann nehmen auch die Geschlechtszellen an Zahl zu, wie die Fig. 11—13 (Taf. IV) zeigen, doch habe ich keine Mitosen auffinden können. Fig. 13 stellt einen Schnitt dar, der die stabförmige Gestalt der Geschlechtsanlage, Terminal- und seitliche Hüllzellen erkennen läßt, also ein Stadium darstellt, wie es Neuhaus für *Angiostomum* einige Stunden nach dem Ausschlüpfen schildert. Der Unterschied ist aber darin gegeben, daß die Terminalzellen bei *Angiostomum* mit den Geschlechtszellen übereinstimmend gebaut sind, während sie bei *Rhabditis aberrans*, wie ich oben gezeigt habe, sehr verschiedene Gestaltung besitzen. Außerdem nimmt Neuhaus an, daß die seitlichen Wandzellen, von der Geschlechtsanlage abgeschieden werden, während meine Präparate (Fig. 9 u. 10) darauf hinweisen, daß sie Abkömmlinge der beiden ursprünglichen Terminalzellen der jungen Ovarialanlage darstellen. Dieselbe Anschauung vertritt Maupas für *Rhabditis Caussaneli*.

Was nun endlich die Abkunft der beiden zuerst auftretenden Terminalzellen betrifft, so läßt uns Neuhaus darüber im Unklaren und betont nur die Ähnlichkeit mit den Geschlechtszellen. Ob er von diesen die Terminalzellen abgeleitet wissen will, gibt er nicht an. Ich selbst kann auch nichts genaueres über den Ursprung der fraglichen Zellen sagen, möchte sie aber jedenfalls nicht für Abkömmlinge der Geschlechtszellen halten. Übrigens bezeichnet sie auch Maupas als »Cellules somatiques«. Möglicherweise sind die Terminalzellen Mesodermzellen, die sich erst spät im Laufe der Embryonalentwicklung den Urgeschlechtszellen anlagern, denn auf jüngeren Stadien sieht man noch keine Verbindung zwischen den Urgeschlechtszellen und irgendwelchen Nachbarzellen. Die beiden Urkeimzellen selbst sind schon sehr früh vor den somatischen durch ihren typischen Bau (vgl. Taf. IV, Fig. 14) ausgezeichnet; daher ist es mir zum mindestens unwahrscheinlich, daß sie nachträglich, auf den letzten Stadien der Embryonalentwicklung die so ganz anders gebauten Terminalzellen liefern sollen.

Die weitere Entwicklung der Ovarialanlage zu schildern, würde zu weit führen; zudem ist hier gegenüber den Ergebnissen von Maupas und NEUHAUS nichts Neues zu verzeichnen. Ich will nur kurz angeben, daß die Kerne der Ovarialanlage, wie sie in Fig. 13 veranschaulicht ist, bereits die Größe und den Bau besitzen (Taf. IV, Fig. 15), wie die Ovogoniumkerne des ausgebildeten Ovariums (Taf. IV, Fig. 16).

2. Keimzone.

Wie schon in dem Abschnitt über die Morphologie angegeben wurde, befindet sich im dorsalen Teil jedes Keimschlauches die Keimzone. Ihre Zellen, die Ovogonien, liegen dicht nebeneinander, doch durch deutliche Zellgrenzen geschieden (Taf. IV, Fig. 7). Eine Rhachis fehlt, vielleicht weil ein besonderes Ernährungsorgan bei der verhältnismäßig geringen Länge der Keimdrüse überflüssig sein mag. Auch bei andern Rhabditiden wird die Rhachis vermißt, so bei *Rhabditis Caussaneli* (MAUPAS, 1900).

Die Ovogonien (Taf. IV, Fig. 16) sind kleine Zellen mit homogenem Plasma und einem großen, hellen Kernbläschen, in dem ein dunkel färbbarer Nucleolus und vorwiegend peripher angeordnetes Chromatin sichtbar sind. Auf diesem Stadium verhält sich alles Chromatin gleichartig; eine frühe Herausdifferenzierung einzelner Chromosomen tritt nicht ein. Die Teilungen der Ovogonien verlaufen offenbar sehr rasch, so daß es mir nicht gelungen ist, Polansichten der Äquatorialplatte zu finden. In den Tausenden von Tieren, die ich untersuchte, bemerkte ich nur wenige seitliche Ansichten (Taf. IV, Fig. 17, 18), in denen natürlich jedes Zählen der Chromosomen unmöglich war. Ich möchte aber annehmen, daß die Zahl der chromatischen Elemente in den Ovogonien 18 beträgt, da ich ebenso viele in der Prophase zur ersten Furchungsteilung sowie in somatischen Kernen des Embryos zählen konnte.

3. Synapsiszone.

Nach Beendigung der Ovogonienteilungen tritt die junge Ovocyte zunächst in das Synapsisstadium ein (Taf. IV, Fig. 19). Der Chromatinknäuel befindet sich aber hier seitlich im Kernraum, wie es sonst allgemein ist, während bei *Angiostomum nigrovenosum* nach SCHLEIP (1911b) die Chromatinmasse in der Mitte gelegen war. Das Vorkommen der Synapsisperiode ist überaus regelmäßig und wurde in keinem Tier vermißt; auch die Gestaltung des Kernes in dieser Phase war stets so gleichmäßig, daß man hier auf keinen Fall die Synapsis für ein Kunstprodukt halten kann.

4. Wachstumszone.

Die Wachstumsperiode der Ovocyten ist recht lang (Taf. IV, Fig. 7); Kern und Plasma wachsen in annähernd gleichem Verhältnis heran. Auf jungen Wachstumsstadien (Taf. IV, Fig. 20) erscheint der Nucleolus vollkommen homogen; mit Eisenhämatoxylin ist er tief schwarz färbbar, während Boraxcarmin und Delafields Hämatoxylin eine schwache Färbung hervorrufen. Das Chromatin durchzieht den Kernraum in Gestalt von unregelmäßigen Strängen, die nicht zählbar sind, und die nie einen Längsspalt aufweisen. Ebenso verhält sich der Kern auch auf etwas älteren Wachstumsstadien (Taf. IV, Fig. 21), nur ist hier das Aussehen des Nucleolus verändert, da man häufig hellere Vacuolen in seiner Grundsubstanz erkennen kann. Wenn die Ovocyte schließlich ihre volle Größe erreicht hat (Taf. IV, Fig. 22), erscheint der Nucleolus wieder homogen. Die Chromatinstränge sehen zackiger und unregelmäßiger ans als vorher, doch ein Längsspalt ist auch jetzt nicht nachweisbar. Die Fig. 22 mag vielleicht den Anschein erregen, als habe sich die Zahl der Chromatinstränge vermehrt; das ist aber nicht so, sondern die Stränge sind nur so stark herangewachsen, daß sie vom Mikrotommesser häufiger durchschnitten werden als vorher.

Wenn die Ovocyte ihre volle Größe erreicht, beginnt die Herausdifferenzierung der Chromosomen. Neben dem Nucleolus, der eine blasse Färbung und unregelmäßige Gestalt angenommen hat, erkennt man die fädige Struktur der Kerngrundsubstanz, und zwischen diesen Fäden liegen, noch locker und von verschiedener Gestaltung, 18 Chromosomen, die nach ihrem Bau und Aussehen univalent zu sein scheinen (Taf. IV, Fig. 23). Daß sie es wirklich sind, geht aus später zu besprechenden Tatsachen hervor. Während das Ei in das Receptaculum seminis einwandert, verdichten sich die Chromosomen immer mehr, bis sie die Form von kurzen, gedrungenen Stäbchen angenommen haben; zugleich wird der Nucleolus blasser und blasser, zerfällt häufig in mehrere Stücke und verschwindet schließlich ganz (Taf. IV, Fig. 24, 25). Kurz vor dem Eindringen des Spermiums, noch vor Auflösung der Kernmembran, liegen dann nurmehr die 18 Chromatinelemente in der Mitte des Kernraumes (Taf. V, Fig. 26).

5. Die Richtungskörperbildung.

Ungefähr gleichzeitig mit dem Eindringen des Spermiums löst sich die Kernmembran der Ovocyte auf, und man zählt auch hier in der Äquatorialplatte der Prophase zur ersten Reifeteilung 18 Chromosomen (Taf. V, Fig. 27, 29). Es findet also keine nachträgliche Vereinigung der Chromosomen in der Äquatorialplatte statt, wie sie McDowall (1906) bei *Angiostomum nigrovenosum* gefunden hat. Die Richtungsspindel hat zunächst eine tangentiale Lage zur Eiperipherie (Taf. V, Fig. 29), später stellt sie sich radiär ein (Taf. V, Fig. 30); dann beginnt die Teilung. Dieselbe erstreckt sich offenbar auf alle Chromosomen; denn ein Blick auf Fig. 30 zeigt, daß weit mehr als neun Chromatinelemente in jeder Tochterplatte vorhanden sind, auch kann man annäherungsweise 18 feststellen.

Wenn auf diese Weise die erste Reifeteilung vollendet ist, bildet sich zunächst neben dem Richtungskörper ein Ruhekern aus (Taf. V, Fig. 35). Es fragt sich nun, ob hier ein interkinetisches Ruhestadium vorliegt, oder ob nur eine einzige Reifeteilung durchlaufen wird, während die zweite unterbleibt. Meine Präparate zeigen, daß diese letzte Vermutung die richtige ist: Der Ruhekern, der in Fig. 35 noch nahe der Eiperipherie neben dem Richtungskörper lag, wird später (Taf. V, Fig. 36) annähernd im Eicentrum gefunden, während der Richtungskörper noch nicht abgeschnürt und ein zweiter nicht hinzugekommen ist. Fig. 37 (Taf. V) zeigt dann den Eikern in Prophase zur Furchungsteilung und Fig. 36 (Taf. V) die Furchungsspindel; auf beiden Stadien ist nur ein Richtungskörper vorhanden, und Spuren eines zweiten, degenerierenden fehlen. Einen einwandfreien Beweis liefern die Beobachtungen am lebenden Tier, wo man ohne Schwierigkeit und in der verhältnismäßig kurzen Zeit von $1^1/_2$—2 Stunden alle Vorgänge vom Beginn der Reifeteilung bis zur Entstehung des Zweizellenstadiums verfolgen kann. Für die folgenden Schilderungen verweise ich auf die Abbildungen Taf. V, Fig. 39—49, von denen Fig. 39—42 an einem Tier, Fig. 43—49 an einem andern Exemplar gezeichnet wurden. In Fig. 39 sieht man (links) den Eikern, der bereits dem vorderen Eipol entgegenrückt; etwas später (Fig. 40) hat der Kern die Eiperipherie erreicht und verliert seine deutlichen Umrisse, weil er in Prophase zur Reifeteilung eintritt; während derselben ist er nur als ein helles Bläschen zu erkennen, das sich ein wenig über die Eioberfläche erhebt (Fig. 41). Nach Vollendung der Reifeteilung treten Eikern und Richtungskörper scharf umrissen nebeneinander hervor, ein Stadium, das in dem gefärbten Präparat von Fig. 35 festgehalten wurde. Die Wanderung des Ruhekernes nach dem Eicentrum ist am lebenden Tier leicht zu beobachten (Fig. 44—46) und vollzieht sich innerhalb einer Viertelstunde. Während dieser Zeit verschwinden auch die amöboiden Fortsätze des Eiplasmas, die das Stadium der Reifeteilung charakterisieren. Ohne daß eine zweite Teilung eingetreten wäre, bildet sich inzwischen die Furchungsspindel aus, zuerst senkrecht zur Längsachse des Eies (Fig. 47), dann derselben parallel; (Fig. 48) bald sind die beiden ersten Zellen gebildet (Fig. 49). Schon auf dem Stadium der Fig. 47 ist der Richtungskörper endgültig abgeschnürt; dasselbe zeigt auch das gefärbte Präparat, das Fig. 39 zugrunde liegt und in dem der Richtungskörper oberflächlich über dem Eiplasma gelegen ist. Auf den in den eben besprochenen Figuren sichtbaren Spermakern gehe ich weiter unten ein.

Es konnte also im obigen Abschnitt aus Präparaten nahe gelegt und nach Untersuchungen am lebenden Tier bewiesen werden, daß das Ei von *Rhabditis aberrans* nach dem Eindringen des Spermiums nur eine einzige Reifeteilung durchmacht, die nach den Präparaten Fig. 28—30 zu urteilen, eine Äquationsteilung darstellt. Die Erklärung dieser merkwürdigen Tatsache wird aus den Schilderungen des nächsten Abschnittes hervorgehen.

VI. Eindringen des Spermiums.

Nachdem in der Beschreibung der Ovogenese gezeigt werden konnte, daß die Eier von *Rhabditis aberrans* nur eine einzige Eireifungsteilung durchmachen, die eine Äquationsteilung darstellt, ist es wichtig zu untersuchen, ob nun eine Befruchtung eintritt und in welcher Weise in diesem Fall die Chromosomenzahl des Embryos zustande kommt, die, wie ich später zeigen werde, ebenfalls 18 beträgt.

Meine Schnittpräparate zeigen zunächst folgendes: Zur Zeit der Prophase (Taf. V, Fig. 33) liegt nahe der Eiperipherie das eben eingedrungene Spermium, das hier ein völlig normales Aussehen hat. Zur Zeit der Polplattenformation (Taf. V, Fig. 34) ist aber keine Spur des Spermiums mehr nachzuweisen. Ebensowenig tritt es später im Laufe der Eireifung wieder in die Erscheinung: Fig. 36 zeigt den Eikern, doch liegt in seiner Nähe kein Spermakern, und auch das Stadium der Prophase zur Furchung (Taf. V, Fig. 37) weist nicht darauf hin, daß eine Verschmelzung von Ei- und Samenkern stattgefunden hätte. Dieses Verschwinden des Spermiums sowie die vorher festgestellte Tatsache, daß nur ein Richtkörper gebildet wird, lassen nun vermuten, daß trotz des Eindringens des Spermiums die Entwicklung parthenogenetisch vor sich geht. Auch hier waren es die Untersuchungen am lebenden Tier, die einen einwandfreien Beweis für die Richtigkeit dieser Vermutung lieferten, und zwar spielten sich alle Vorgänge an etwa 30 darauf hin verfolgten Eiern in den wesentlichen Punkten übereinstimmend ab.

Während der Eikern in der oben beschriebenen Weise dem vorderen Eipol zuwandert und seine Teilung durchmacht, bleibt der Spermakern, ohne seine Lage zu verändern, nahe seiner Eintrittstelle an der Eiperipherie liegen (Taf. V, Fig. 39—41). Wenn Eikern und Richtungskörper erscheinen, ist der Spermakern entweder schon ganz verschwunden, oder er hat ein undeutliches und verschwommenes Aussehen angenommen (Taf. V, Fig. 43). Das Unsichtbarwerden des Spermiums geht sehr rasch vor sich; man sieht seine Umrisse immer unklarer werden, und bald verschwindet das helle Bläschen vollkommen im umgebenden Plasma: die Samenzelle wird offenbar resorbiert. Hier wäre zwar noch die Annahme möglich, daß der Kern vorübergehend sein Ruhestadium aufgibt, um erst später vor der Verschmelzung mit dem Eikern noch einmal sichtbar zu werden. Das ist aber nicht richtig, der Spermakern ist endgültig verschwunden und gelangt nicht wieder zur Beobachtung (Taf. V, Fig. 44—49). Dagegen sieht man den Eikern, wie schon vorher geschildert wurde, in den Eimittelpunkt rücken und ohne eine Verschmelzung mit dem Spermakern die erste Furchungsteilung durchlaufen. Gerade die Stadien der Verschmelzung der Vorkerne sind von ZIEGLER (1895) an *Rhabditis teres* und *Diplogaster longicaudus* genau geschildert und abgebildet worden, und man kann die typischen Vorgänge an befruchteten Eiern dieser und andrer zweigeschlechtlichen und hermaphroditen Nematoden so leicht verfolgen, daß etwas Ähnliches hier nicht hätte übersehen werden können. Die Eier von *Rhabditis aberrans* eignen sich vorzüglich zur Beobachtung am Leben und über die Richtigkeit der angeführten Tatsachen kann kein Zweifel herrschen. Wenn ich die Sicherheit dieser Angaben hier ausdrücklich betone, so geschieht das deshalb, weil das Ergebnis ein so eigenartiges und interessantes ist. Um es kurz zu wiederholen, so verläuft die Entwicklung bei *Rhabditis aberrans* in folgender Weise:

Das Spermium dringt zur Zeit der Prophase zur Eireifeteilung in das Ei ein; dasselbe macht nur eine einzige Richtungsteilung durch, die eine äquale ist; inzwischen wird das Spermium resorbiert. Der Eikern wandert in das Eicentrum und beginnt sogleich die erste Furchungsteilung. Daraus geht hervor, daß das Eindringen des Spermiums keine wesentliche Bedeutung hat, sondern daß Parthenogenese an Stelle der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung getreten ist.

Die Chromosomenzahl in der Äquatorialplatte der Furchungsteilung enthält 18 stabförmige Chromosomen (Taf. V, Fig. 31). Da keine Befruchtung vorangegangen ist, haben wir hier also den einwandfreien Beweis dafür, daß in der Reifeteilung sämtliche Chromosomen der Ovocyte I. O. geteilt worden sind.

Den weiteren Verlauf der Furchung konnte man am Leben noch bis über das 32-Zellenstadium hinaus verfolgen, dann starben die Eier wegen Sauerstoffmangel unter dem Deckglas ab; gezeichnet habe ich keines dieser Stadien mehr, da sie völlig normal und in derselben Weise ausgebildet sind, wie es Ziegler für die Regenwurmnematoden beschreibt. Auch die Zeitdauer der Entwicklung ist hier wie dort die gleiche, wenn man natürlich die Zeit abrechnet, die die zweite Reifeteilung und die Verschmelzung der Vorkerne beanspruchen. Die Zeit vom Eindringen des Spermiums bis zur Vollendung der ersten Reifeteilung beträgt z. B. nach Ziegler bei den Regenwurmnematoden 50—60′, bei *Rhabditis aberrans* 40—60′; von der Vollendung der letzten Reifeteilung bis zum Sichtbarwerden der Furchungsspindel verstreichen bei jenen 15—25′, bei *Rhabditis* 15—20′; die erste Furchungsteilung nimmt in beiden Fällen einen Zeitraum von 15—25′ in Anspruch.

An dieser Stelle sei eine Tatsache erwähnt, die ich im theoretischen Teil zu erklären versuchen werde, nämlich die, daß ein einziges Mal die Bildung eines zweiten Richtungskörpers und dann folgende Befruchtung zur Beobachtung gelangten. Das Schicksal dieses Eies konnte ich leider nicht verfolgen, da ich es unter dem Mikroskop nicht im Auge behalten konnte; es wurde neben fünf andern abgelegt, von welchen sich nur vier zum geschlechtsreifen Tier entwickelten, während zwei auf dem jüngsten Larvenstadium abstarben.

VII. Spermatogenese.

1. Keimzone.

Wie ich bereits bei der Schilderung der Fortpflanzungsweise angegeben habe, tritt *Rhabditis aberrans* nach 10—12 Tagen des Larvenlebens in das Alter der Geschlechtsreife ein, und zwar beginnend mit der Bildung der Samenzellen. Eine halbschematische Rekonstruktion dieses Stadiums (Taf. III, Fig. 6) zeigt im dorsalen Abschnitt jedes Keimschlauches eine Zone kleiner, dichtgedrängter Zellen, die den Ovogonien vollkommen gleichen. Teilungen sind, wie in den älteren Tieren, auch bei diesen jungen Zwittern äußerst selten.

2. Synapsiszone.

Nach Vollendung der Ovogonienteilungen, treten die jungen Ovocyten in ein Synapsisstadium ein, das von dem, in der Ovogenese geschilderten in nichts abweicht.

3. Wachstumszone.

Erst während der Wachstumsperiode macht sich ein Unterschied zwischen Spermato- und Ovogenese geltend, denn das Wachstum der Ovocyten geht jetzt lange nicht so weit als bei der Eientwicklung. Auf einem Stadium, das dort in Fig. 20 (Taf. IV) veranschaulicht war, bleibt das Wachstum stehen (Taf. VI, Fig. 52) und nun kann man die Zelle als Spermatocyte I. O. bezeichnen, da bald die Herausdifferenzierung der Chromosomen beginnt und die Samenreifeteilungen darauf folgen. Wenn ich die Zellen der Keim- und Synapsiszone und der jüngsten Wachstumsperiode als Ovogonien und Ovocyten, nicht aber als Spermatogonien und Spermatocyten bezeichne, so geschieht das, weil das Tier, das diese Keimzellen produziert, seinem äußeren Bau nach ein Weibchen ist, und weil die Zellen selbst in nichts von den entsprechenden Stadien älterer Individuen abweichen. Maupas (1900), Schneider (1866), Boveri (1911), und Schleip (1911b) benennen die Zellen in derselben Weise.

Ein Unterschied in der Entstehung der Hodenzonen bei *Rhabditis aberrans* gegenüber *Angiostomum nigrovenosum* ist darin gegeben, daß die Bildung von Spermien nur einmal während der Entwicklung, und zwar zu Beginn der Geschlechtsreife vor sich geht. Damit fallen natürlich auch alle Übergangsstadien fort, die Schleip zwischen Ovo- und Spermatocyten beschreibt. Auch nach Beendigung der Spermienbildung sind keine Übergangsbilder sichtbar; es wachsen einfach die nachrückenden Ovocyten stärker heran als vorher (Taf. VI, Fig. 51). Bemerkenswert ist nur, daß die Ovogenese in einem Keimschlauch desselben Tieres eher eintreten kann als in dem andern. Dies veranschaulicht Fig. 50 (Taf. VI): rechts oben befindet sich das Ovarium noch im Stadium der Spermatogenese, links sind hingegen nur noch einige Spermatiden und eine letzte Spermatocyte vorhanden, die übrigen Zellen sind Ovocyten, wie ihre beträchtliche Größe andeutet. Die Stelle, an der die letzte Spermatocyte und die erste Ovocyte liegen, ist in Fig. 51 bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben.

4. Herausdifferenzierung der Chromosomen.

Der Ruhekern der Spermatocyte I. O. hat den gleichen Bau wie eine junge Ovocyte derselben Größenstufe; das Chromatin durchzieht in Form von unregelmäßigen Strängen den Kernraum, der außerdem einen homogenen dunklen Nucleolus (Taf. VI, Fig. 52) enthält. Die Chromatinstränge weisen hier, wie während der Ovogenese, keinen Längsspalt auf. Die Chromosomen differenzieren sich alle gleichzeitig heraus. Während der Nucleolus verschwindet, verdichten sich die Chromatinstränge zu kurzen gedrungenen Stäbchen, den Chromosomen; die Kernmembran bleibt zunächst noch erhalten. Ein Vorauseilen zweier Chromatinelemente, wie es SCHLEIP für *Angiostomum nigrovenosum* beschreibt, findet bei *Rhabditis aberrans* nicht statt. An Präparaten von *Angiostomum* konnte ich mich mit aller Sicherheit von dem frühzeitigen Auftreten erst eines und dann des zweiten Geschlechtschromosoms überzeugen; die Deutlichkeit der Erscheinung ist dort so groß, daß ich etwas ähnliches bei meinen eignen Objekten nicht hätte übersehen können. Hier erscheinen alle Chromosomen gleichzeitig, und daraus geht hervor, daß das Verhalten der Geschlechtschromosomen selbst bei nahe verwandten Arten verschieden sein kann, wie es auch an andern Tiergruppen beobachtet worden ist. Es treten zehn Chromatinelemente (Taf. VI, Fig. 53) auf, von denen acht deutlich bivalent, zwei hingegen univalent sind (Fig. 53). Nun sind ja diese Spermatocyten aus den Ovocyten hervorgegangen, es muß deshalb die Gesamtzahl der Chromosomen die gleiche sein, falls nicht eine frühzeitige Degeneration bestimmter Chromatinelemente bis zum Zeitpunkt der Chromosomendifferenzierung in der Spermatocyte stattgefunden hat. Das ist aber nicht der Fall, denn offenbar haben sich 16 Chromatinelemente zu den acht Doppelstäbchen vereinigt, während die zwei übrigen ungepaart geblieben sind. Dieses Verhalten weist darauf hin, besonders im Vergleich mit *Angiostomum*, daß die beiden einzelnen Chromatinelemente Geschlechtschromosomen sind. In den Spermatocyten ist mit aller Deutlichkeit der Unterschied zwischen univalenten und bivalenten Chromosomen wahrnehmbar, und so ist hier die Kontrolle gegeben, daß die 18 Chromatinelemente der Ovocyte tatsächlich, wie man ihrem Aussehen nach annehmen konnte, univalent waren, daß also die Reifeteilung des Eies eine Äquationsteilung darstellte.

In einzelnen Fällen kommt es nun vor, daß alle 18 Chromosomen der Spermatocyte vereinigt sind, so daß man neun doppelte Chromatinelemente unterscheiden kann (Taf. VI, Fig. 54). Dieses abweichende Verhalten hat Schleip entsprechend für *Angiostomum nigrovenosum* beschrieben. Schleip nimmt an, daß im allgemeinen alle Chromosomen konjugieren, daß aber die Geschlechtschromosomen sich früh wieder voneinander trennen; nur in den oben erwähnten Ausnahmefällen verzögert sich die Trennung, erfolgt aber wohl nachträglich vor der Reifeteilung. Dasselbe glaube ich auch für *Rhabditis aberrans* annehmen zu dürfen, besonders da sich in der ausgebildeten Äquatorialplatte der Reifeteilung nie eine andre Anordnung wahrnehmen ließ, als die der acht doppelten und zwei einzelnen Chromatinelemente (Taf. VI, Fig. 55—58).

5. Die erste Reifeteilung.

In Äquatorialplatten der ersten Samenreifeteilung zählt man, wie soeben erwähnt, mit großer Übereinstimmung stets acht doppelte und zwei einzelne Chromosomen (Fig. 55—58). In welcher Weise diese Chromatinelemente geteilt werden, ist aus einer schrägen Aufsicht der Metakinese (Taf. VI, Fig. 59) und aus der Chromosomenzahl der Spermatocyten II. O. (Taf. VI, Fig. 62—64) zu ersehen. Man zählt in jeder Tochterplatte in der Fig. 59, sowie in der Spermatocyte II. O. zehn univalente Elemente; d. h. die acht gewöhnlichen Chromosomen haben ihre Reduktionsteilung durchgemacht, während die Geschlechtschromosomen äqual verteilt worden sind. Die Art der Teilung ist übrigens der entsprechenden von *Angiostomum* ganz analog. Bei *Rhabditis aberrans* ebenso wie bei *Angiostomum* verhalten sich die Geschlechtschromosomen abweichend, indem sie im Gegensatz zu den Autosomen äqual geteilt wurden. Die Analogie geht aber noch weiter, denn auch bei *Rhabditis* bleiben während der Metakinese jederseits zwei Chromatinelemente, eben die Geschlechtschromosomen, den gewöhnlichen Chromosomen gegenüber zurück (Fig. 60), und zwar eines stärker als das andre, so daß man später oft nur eines auf jeder Seite erkennt (Fig. 61).

6. Die zweite Reifeteilung.

Nach Vollendung der ersten Reifeteilung beginnt sogleich, ohne Einschaltung eines Ruhestadiums, die zweite Samenreifeteilung; auch erleiden die acht Autosomen keine frühe Längsspaltung, wenigstens keine sichtbare, wie dies Schleip bei *Angiostomum* beobachtet hat. Der Verlauf der Teilung ist aber wieder vollkommen analog den entsprechenden Verhältnissen bei *Angiostomum*, indem die Autosomen äqual geteilt werden, die Geschlechtschromosomen ihre Reduktion erleiden. Dies war schon nach dem Ergebnis der ersten Reifeteilung und nach dem Vergleich mit *Angiostomum* zu erwarten. Die Bestätigung finden wir darin, daß jede Spermatide neun Chromosomen enthält (Taf. VI, Fig. 65, 66). Wie in der ersten Reifeteilung, so verzögern sich auch jetzt die Geschlechtschromosomen bei der Wanderung zu den Spindelpolen, jedoch ist es diesmal natürlich nur eines auf jeder Seite (Taf. VI, Fig. 65, 67). Während Boveri (1911) und Schleip — beide allerdings nur in je einem Fall — wahrnehmen konnten, daß beide Geschlechtschromosomen in eine Spermatide gelangen, konnte ich dies bei *Rhabditis aberrans* nicht finden; hier ist die Verteilung der Geschlechtschromosomen stets eine gleichmäßige.

7. Die Ausbildung der Spermien.

Wie bei *Angiostomum*, so bleiben auch bei *Rhabditis aberrans* je zwei Schwesterspermatiden noch eine Zeitlang in Verbindung, so daß man den Vorgang der Spermienbildung an beiden zugleich beobachten kann.

Zunächst erkennt man, schon auf dem Stadium, wo die Geschlechtschromosomen noch weit vom Spermatidenkern entfernt liegen (Fig. 67) an der Teilungsstelle eine Zone dunkel färbbaren, homogenen Plasmas, die erste Anlage des Restkörpers. Dieselbe wird allmählich etwas breiter, während zugleich die Geschlechtschromosomen den Spindelpolen zuwandern (Taf. VI, Fig. 68). Wenn sie endgültig mit den Autosomen zum Kern der Spermatide vereint sind, nehmen die Restkörper an Ausdehnung zu und trennen sich meistens schon hier voneinander, während sie mit dem Spermium noch verbunden bleiben (Taf. VI, Fig. 69). Jedoch kommt es auch vor, daß die Restkörper zweier Schwesterzellen länger untereinander als mit dem Spermium vereint bleiben. Die Bildung der Restkörper verläuft ebenso wie bei *Angiostomum*; auch sieht man hier, wie dort zwischen den reifen Spermien die dunklen Klümpchen der degenerierenden Restkörper (Taf. IV, Fig. 7).

Wenn das Spermium völlig ausgebildet ist, löst es sich vom Restkörper los (Taf. VI, Fig. 70). Das reife Spermium hat die Gestalt eines hellen Kügelchens, in dessem Innern der kompakte Kern und daneben das mit Eisenhämatoxylin stark färbbare Centriol sichtbar sind (Fig. 70).

Auf die oben geschilderte Weise entstehen also gleichartige

Spermien, von denen jedes ein Geschlechtschromosom besitzt. Nun kommt es aber vor, wenn auch in äußerst seltenen Fällen, daß zweierlei Spermien gebildet werden, solche mit und solche ohne Geschlechtschromosomen; ich habe nur sieben derartige Fälle beobachtet.

Zu diesem Zweck tritt nun bei *Rhabditis aberrans* eine Chromatinregulation ein, die wieder derjenigen vollkommen analog verläuft, die SCHLEIP bei *Angiostomum* beobachtet hat.

Wie schon gezeigt wurde, bleibt während der Metakinese der zweiten Samenreifeteilung jederseits das Geschlechtschromosom den Autosomen gegenüber bei der Wanderung zu den Spindelpolen zurück (Fig. 67), vereinigt sich aber im allgemeinen während der Ausbildung der Spermien mit den gewöhnlichen Chromosomen zum Kern der Samenzelle (Fig. 68). In den erwähnten Fällen, in denen es zur Bildung von zweierlei Spermien kommt, wandert nur eines der beiden Geschlechtschromosomen in die entsprechende Polplatte ein, das andre bleibt nahe der Stelle zurück, wo beide Schwesterzellen noch einige Zeit im Zusammenhang stehen, kommt also in die Anlage des Restkörpers zu liegen (Taf. VI, Fig. 71, 72, 73). Da der Restkörper später vom Spermium abgelöst wird, gelangt auch das zurückgebliebene Geschlechtschromosom nicht in dasselbe hinein. Abgestoßene Restkörper mit dem Geschlechtschromosomen kamen mir bei der Seltenheit des ganzen Vorganges zwar nicht zu Gesicht, doch ist die Annahme berechtigt, daß hier, wie bei *Angiostomum*, das einseitig zurückgebliebene Chromosom später nicht mehr in den Spermakern nachwandert, sondern mit dem Restkörper abgestoßen wird. Besonders das Präparat, nach dem Fig. 72 gezeichnet ist, scheint mir dafür zu sprechen, daß das Zurückbleiben des Geschlechtschromosoms ein endgültiges ist.

Bemerkenswert ist es noch, daß die Bildung von zweierlei Spermien nicht nur bei der Art als solcher, sondern auch innerhalb des einzelnen Individuums so überaus selten ist. Es wäre doch nicht unmöglich, daß die Chromatinregulation, die wohl zweifellos zur Entstehung der atavistischen Männchen führt, nur einzelnen Tieren zukäme, während alle andern weibchenbestimmende Spermien lieferten. Dem ist aber nicht so, sondern man findet neben zahlreichen Spermatiden und Spermien, von denen jedes ein Geschlechtschromosom besitzt, höchstens ein einziges Spermatidenpaar mit dem einseitig zurückbleibenden Geschlechtschromosom (Fig. 73). Und Tausende von Tieren kann man sorgfältig untersuchen, ohne überhaupt die Ausstoßung des Geschlechtschromosoms wahrzunehmen.

VIII. Das Chromatin während der ersten Embryonalentwicklung.

Über die Embryonalentwicklung selbst soll an dieser Stelle nichts gesagt werden, da sie ebenso verläuft, wie sie für *Ascaris megalocephala* von Boveri (1899) und für die Regenwurmnematoden von Ziegler (1895) beschrieben wurde. Jedoch ist hier die Frage zu untersuchen, ob wie bei andern Nematoden, im besondern wie bei *Angiostomum nigrovenosum* die Chromosomen, die in der Äquatorialplatte der Furchungsteilung zu zählen sind, auf späteren Stadien der Embryonalentwicklung einen Zerfall in zwei Komponenten erleiden, ob sie also Sammelchromosomen darstellen. Schleip (1911) konnte für *Angiostomum* feststellen, daß in den beiden ersten Ectodermzellen, die Boveri als die Zellen *A* und *B* bezeichnet hat, bei der Vorbereitung zur Teilung die doppelte Anzahl von Chromatinelementen gegenüber der Chromosomenzahl der Furchungsspindel vorhanden ist; demnach sind die Chromosomen der Keimzellen von *Angiostomum* als Sammelchromosomen anzusehen, die in den somatischen Zellen einen Zerfall erleiden; in der Keimbahn bleiben sie dauernd unzerlegt.

In der Furchungsspindel der *Rhabditis aberrans* lassen sich, wie oben angezeigt wurde, 18 Chromatinelemente zählen (Taf. V, Fig. 31) die durch die Äquationsteilung aus den 18 Chromosomen der Ovocyte hervorgegangen sind. Da im allgemeinen die Fortpflanzung bei *Rhabditis* parthenogenetisch vor sich geht, ist in allen Embryonen die Zahl 18 zu erwarten. Nun ist zwar das Zählen der Chromosomen in den Zellen des Embryos äußerst schwierig; immerhin gelang es, auch in älteren Embryonen in den somatischen Zellen 18 chromatische Elemente mit aller Deutlichkeit zu zählen (Taf. V, Fig. 32). Für die Zellen, in denen die genaue Zahl der Chromosomen nicht festzustellen war, läßt sich wenigstens soviel mit Sicherheit angeben, daß eine Verdoppelung der Chromosomenzahl nicht stattgefunden hat, und zwar ebensowenig in den Urkeimzellen als in den somatischen Zellen. Die Chromosomen der *Rhabditis aberrans* sind demnach keine Sammelchromosomen.

Auch sonst besteht keine sichtbare Verschiedenheit zwischen dem Chromatinbestand der Keim- und Körperzellen, und ein Vorgang, der der Chromatindiminution von *Ascaris megalocephala* vergleichbar wäre, tritt nicht in die Erscheinung.

Wie ich schon angegeben habe, wird in ganz seltenen Fällen eine zweite Reifeteilung durchgeführt, worauf Ei und Samenkern verschmelzen. Wie es in solchen wirklich befruchteten Eiern mit der Chromosomenzahl steht, kann ich nicht angeben, da einerseits die

Befruchtung an sich äußerst selten ist, und anderseits die sichere Feststellung der Chromosomenzahl des Embryos nur in wenigen Fällen gelingt.

An dieser Stelle sei noch einmal an die Frage erinnert, wieviel Chromosomen in den Ovogonien enthalten sein mögen. Nachdem wir gesehen haben, daß die Ovocyte, das reife Ei, die Urkeimzellen und die somatischen Zellen des Embryos alle in gleicher Weise 18 Chromatinelemente enthalten, spricht wohl nichts dagegen, dieselbe Zahl auch in den Ovogonien vorauszusetzen, in denen, wie an der betreffenden Stelle erwähnt wurde, eine Feststellung der Chromosomenzahl nicht möglich war.

IX. Zusammenfassung.

Die Art *Rhabditis aberrans* wird fast ausschließlich von Individuen mit der somatischen Organisation von Weibchen vertreten, die aber nach ihren Keimdrüsen als proterandrische Hermaphroditen anzusehen sind. Die Spermien entstehen zu Beginn der Geschlechtsreife und sammeln sich im Receptaculum seminis an. Wenn die Eier durch das Receptaculum wandern, dringen die Spermien ein; jedoch verschmilzt ihr Kern nicht mit dem Eikern, sondern degeneriert innerhalb des Eiplasmas: das Ei entwickelt sich parthenogenetisch.

Nur ein einziges Mal wurde die Bildung eines zweiten Richtungskörpers und Verschmelzung von Ei- und Samenkern beobachtet, doch konnte das weitere Schicksal des betreffenden Eies nicht festgestellt werden.

Neben den Weibchen entstehen in der sehr geringen Zahl von 0,4‰ Männchen, deren sexueller Instinkt vollkommen zurückgebildet ist. Einmal während meiner 16monatlichen Beobachtung stieg die Zahl der Männchen aus unbekannten Gründen von 0,4‰ auf 16‰; der sexuelle Instinkt dieser Männchen war ebenso wenig ausgebildet wie bei den andern.

In den Ovogonien konnte die Chromosomenzahl nicht festgestellt werden; im Ruhekern und auf seitlichen Ansichten der Teilungen ist kein besonderes Verhalten einzelner Chromosomen wahrzunehmen.

Der Synapsisknäuel liegt exzentrisch. Während der langen Wachstumsperiode durchzieht das Chromatin in Form von unregelmäßigen Strängen ohne Längsspalt den Kernraum; am Ende dieser Phase erscheinen 18 univalente Chromosomen. Dieselben machen in der einzigen vorhandenen Reifeteilung ihre Äquationsteilung durch, so daß der Furchungskern wieder 18 Chromatinelemente aufweist.

Die Spermatocyten gehen aus den Ovocyten hervor, indem dieselben auf einer frühen Wachstumsstufe stehen bleiben; es differenzieren sich gleichzeitig acht doppelte, die Autosomen, und zwei einzelne, die Geschlechtschromosomen, aus dem Kern heraus. In seltenen Fällen sind auch auf diesem Stadium beide Geschlechtschromosomen miteinander vereint. Die erste Samenreifeteilung ist für die Autosomen eine Reduktionsteilung; die Geschlechtschromosomen werden äqual geteilt. Auf diese Weise erhält jede Spermatocyte II. O. acht gewöhnliche und zwei Geschlechtschromosomen. Bei der Wanderung zu den Spindelpolen verspäten sich jederseits die beiden Geschlechtschromosomen. In der zweiten Reifeteilung werden die Autosomen äqual geteilt, während die Geschlechtschromosomen ihre Reduktion erleiden, so daß in jede Spermatide neun chromatische Elemente gelangen, von denen eines ein Geschlechtschromosom ist. Letzteres verspätet sich auch nach dieser Teilung gegenüber den Autosomen bei der Wanderung zu den Spindelpolen. Zwischen zwei Schwesterspermatiden bildet sich eine Zone dunkeln Plasmas aus, die Anlage des Restkörpers der sich später vom Spermium ablöst.

Neben diesem für *Rhabditis aberrans* normalen Verlauf der Spermatogenese, wo also gleichartige Spermien mit je einem Geschlechtschromosom gebildet werden, kann es in Ausnahmefällen zu einer Chromatinregulation kommen, der zufolge zweierlei Spermien entstehen: von den beiden Geschlechtschromosomen, die nach der zweiten Reifeteilung in der Nähe der Äquatorialplatte zurückgeblieben waren, geht nur eines in den Kern des Spermiums ein, während das andre endgültig zurückbleibt und auf diese Weise in den Restkörper zu liegen kommt, der später vom Spermium abgestoßen wird. So entstehen dann zweierlei Spermien, von denen nur die Hälfte das Geschlechtschromosom besitzt.

X. Theoretisches.

Wenn ich mich nun nach Zusammenfassung meiner Ergebnisse der Beantwortung der Fragen zuwende, die ich in der Einleitung anführte, so muß vor allem darauf hingewiesen werden, daß die Fragen, die dort für Hermaphroditismus und Parthenogenese einzeln gestellt wurden, hier an ein und demselben Tier erörtert werden müssen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß *Rhabditis aberrans* sich fast ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzt, daß also die Spermienbildung ein Atavismus ist und nur für ein phylogenetisch älteres Stadium der Art eine Bedeutung gehabt hat. Es wird deshalb gut sein, zunächst die Phylogenese der Fortpflanzung der *Rhabditis aberrans* ins Auge zu fassen und dabei an geeigneter Stelle die Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung zu besprechen.

1. Entwicklung des Hermaphroditismus.

Wie Maupas (1900) angegeben hat, muß bei freilebenden Nematoden die getrenntgeschlechtliche Fortpflanzungsweise die ursprüngliche gewesen sein; erst sekundär hat sich hieraus die hermaphroditische abgeleitet. Zum Beweis für diese Annahme läßt sich unter den Rhabditen eine Reihe von Arten anführen, bei denen die Entwicklung des Hermaphroditismus verschieden weit vorgeschritten ist.

Einige Arten sind von dem gonochoristischen Zustand noch wenig entfernt; sie bilden, wenigstens in der einen Keimdrüse, ausschließlich befruchtungsbedürftige Eier, in der andern aber zu Anfang der Geschlechtsreife eine Anzahl von Spermien, die dazu ausreichen, einen Teil der später in derselben Keimdrüse entstehenden Eier zu befruchten. Eier, die nach Verbrauch des Spermienvorrates gebildet werden, müssen zugrunde gehen, wenn keine Befruchtung von seiten der Männchen eintritt. Neben den Halbhermaphroditen kommen auch einige eingeschlechtliche Weibchen vor, deren Eier, um entwicklungsfähig zu sein, natürlich befruchtet werden müssen. Nun sind die Männchen solcher Arten zwar weniger zahlreich als bei rein gonochoristischen Arten, und ihr sexueller Instinkt ist auch nicht voll ausgebildet, immerhin besitzen sie für die Erhaltung der Art einige Bedeutung, indem sie nicht selten zur Copulation gelangen.

Bei Arten mit fortgeschrittenerem Hermaphroditismus entstehen keine Halbhermaphroditen und keine eingeschlechtlichen Weibchen mehr, während zugleich eine vollkommenere Elimination der Männchen und eine stärkere Rückbildung ihres sexuellen Instinktes damit Hand in Hand gehen. So kommt man schließlich z[illegible], [illegible] denen die wenigen Männchen atavistische Individuen si[illegible] auf den fru[illegible] gonochoristischen Zustand noch hinweisen, f[illegible] Erhaltung der Art aber auf dem vorliegenden Stadium bedeutungslos geworden sind. Die Zweckmäßigkeit des Hermaphroditismus bei solchen Nematoden ist schwer einzusehen; da keine gegenseit[illegible]ttung zwischen den Hermaphroditen eintritt, wie etwa bei de[illegible]onaten, kommt es zu keiner Amphimixis. So bliebe nur die [illegible]ng, daß die Art nicht vermocht hat, ihre Eier selbständig ent[illegible]gsfähig zu machen, so daß Spermien gebildet werden mußten, [illegible] noch zur Entwicklungserregung des Eies dienten. Nimmt [illegible] Loeb (1906) an, d

Bedeutung der Befruchtung zum großen Teil darauf beruht, daß durch das Spermium Stoffe in das Ei hineingebracht werden, welche ihrer chemischen Natur zufolge Wachstum und Furchung des Eies auslösen; dem Spermium kommt demnach einmal die Aufgabe zu, die väterliche Vererbungssubstanz zu übertragen, anderseits muß es als Entwicklungserreger dienen; beides kann, nach Loeb, unabhängig voneinander geschehen. Die Ausübung der Entwicklungserregung wäre im obigen Falle hier die einzige Aufgabe des Spermiums.

Es kann kaum ein Zweifel bestehen, daß ein Stadium mit vollkommenem Hermaphroditismus, wie es oben geschildert wurde, auch für *Rh. aberrans* in ihrer Phylogenese durchlaufen wurde, ehe die Art zur Parthenogenese überging, und daß die Spermatogenese, die heute nurmehr einen atavistischen Vorgang darstellt, damals im Zusammenhang mit dem Auftreten der Männchen stand. Die Untersuchung dieser atavistischen Spermatogenese zeigt nämlich, daß zweierlei Spermien gebildet wurden, solche mit Geschlechtschromosom in großer Zahl, und solche ohne Geschlechtschromosom in äußerst seltenen Fällen. Für viele andre Tiere konnte ja nun schon nachgewiesen werden, daß Spermien mit dem Geschlechtschromosom weibchenbestimmend, solche ohne dasselbe männchenbestimmend sind. Es liegt kein Grund vor, an dem Bestehen dieses Zusammenhanges zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung für *Rhabditis aberrans* zu zweifeln. Auf dem hermaphroditischen Stadium in der Phylogenese der Art, als alle Spermien zur Verschmelzung mit dem Eikern gelangten, also noch eine wirkliche Befruchtung stattfand, mußten dann auch zweierlei Individuen aus den mit zweierlei Spermien befruchteten Eiern hervorgehen: die zahlreichen weibchenbestimmenden Spermien bedingten die Entstehung der Individuen mit weiblichem Soma, aus denen sich die hermaphroditische Art, wie oben angenommen wurde, fast ausschließlich zusammensetzte; die wenigen männchenbestimmenden Spermien, die der seltenen Chromatinregulation zufolge gebildet wurden, riefen das Auftreten der Männchen hervor, die auch auf dem hermaphroditischen Stadium nur in geringer Zahl vorhanden waren. Wir haben also zu der ausnahmsweisen Entstehung dieser Männchen einen morphologischen Parallelvorgang in der ebenfalls selten eintretenden Chromatinregulation.

Aus welchen Ursachen aber in letzter Linie die Chromatinregulation abzuleiten ist, kann man nicht angeben. Schleip nimmt an, daß das Chromosom der zwittrigen Generation von *Angiostomum*, das in einer Spermatide ausgestoßen wird, andre Eigenschaften besitzt, als die übrigen. Dasselbe gilt wohl auch für *Rhabditis aberrans*; doch liegen hier die Verhältnisse insofern anders, als nur in seltenen Fällen eines der beiden Geschlechtschromosomen ausgestoßen wird. Kennen wir so die Ursachen nicht, die zu der ausnahmsweisen Bildung von männchenbestimmenden Spermien und damit vermutlich zur Entstehung von Männchen führen (siehe unten), so können wir anderseits mit Sicherheit diesen Vorgängen beim heutigen Zustand unsrer Art jede zweckmäßige Bedeutung absprechen. Sie lassen sich nur von einem phylogenetischen Gesichtspunkt aus verstehen.

2. Entwicklung der Parthenogenese.

Rhabditis aberrans findet, wie die übrigen freilebenden Nematoden der feuchten Erde stets nur während kurzer Zeit günstige Lebensbedingungen, da die Nahrung, welche die Fäulnisherde darbieten, meist rasch aufgezehrt wird, und dann wieder längere Perioden von Nahrungsmangel folgen. Bei einer derartigen Lebensweise ist der Hermaphroditismus an sich eine der Erhaltung der Art günstige Anpassung, indem jedes einzelne Individuum zur Fortpflanzung gelangen kann, ohne, wie bei gonochoristischenArten, auf das Zusammentreffen mit Individuen des andern Geschlechts angewiesen zu sein.

In der Form jedoch, wie der Hermaphroditismus für verschiedene Nematoden von Maupas (1900) geschildert wurde und wie er auch aller Wahrscheinlichkeit nach bei *Rhabditis aberrans* bestanden hat, ist er für die Erhaltung der Art keine sehr vorteilhafte Fortpflanzungsweise. Wenn nämlich der Spermienvorrat des Zwitters verbraucht ist, werden noch zwei- bis dreimal so viele Eier abgelegt, welche nicht befruchtet werden können, und daher zugrunde gehen müssen. Um nun die Entwicklung aller Eier zu ermöglichen, sind in der Gruppe der Nematoden zwei Wege eingeschlagen worden. Einmal kann die Zahl der Spermien dadurch vermehrt werden, daß nicht nur einmal zu Beginn der Geschlechtsreife, sondern noch einige Male während derselben Samenzellen gebildet werden. Dieses Verhalten findet sich z. B. nach Schleip bei der parasitischen Generation von *Angiostomum nigrovenosum.* Ferner ist es von Potts (1910) bei der freilebenden *Rhabditis gurneyi* beschrieben worden; bei dieser Art ist die hohe Vervollkommnung des Hermaphroditismus auch daran kenntlich, daß die Männchen offenbar vollkommen reduziert sind; jedenfalls konnte Potts kein Männchen auffinden.

Die zweite Möglichkeit, alle Eier der Entwicklung zugänglich zu machen, liegt darin, daß die Eier, unabhängig vom Spermium, also parthenogenetisch werden. Vollkommen parthenogenetische Nematoden sind schon früher beschrieben worden und in der Arbeit von Maupas zusammengestellt:

Rhabditis Schneideri, Schneider, Bütschli;
Strongyloides intestinalis, Rovelli;
Strongyloides longus, Grassi und Segré.

Dazu kommen die Arten, deren Parthenogenese Maupas selbst festgestellt hat: *Cephalobus dubius*, *Cephalobus lentus*, *Plectus cirratus*, *Aphelenchus agricola*, *Alaimus Thamugadi*, *Macrolaimus crucis*. Nach Maupas hat sich die Parthenogenese dieser Arten aus dem Hermaphroditismus entwickelt. Den Anfang einer solchen Entwicklung beschreibt Maupas bei einem freilebenden Nematoden der feuchten Erde, dem *Diplogaster minor*; wenn der Spermienvorrat dieses Hermaphroditen erschöpft ist, vermögen sich die übrigen Eier, wenigstens bis zum Morulastadium, parthenogenetisch zu entwickeln.

Rhabditis aberrans ist nun weiter fortgeschritten als *Diplogaster minor* in der Entwicklung der Parthenogenese, und daraus ergab sich ein Vorteil; denn wenn, wie oben bemerkt, bei den hermaphroditischen Nematoden außer den selbständig nicht entwicklungsfähigen Eiern noch Spermien gebildet werden mußten, die zu deren Entwicklungserregung dienen sollten, brauchen die Spermien bei der rein parthenogenetischen *Rhabditis aberrans* nicht mehr hervorgebracht zu werden, da hier die Eier selbständig ihre Entwicklung beginnen können. Nun könnte man, wie oben erwähnt, allerdings sagen, daß auch bei *Rhabditis aberrans* noch die Spermien zur Entwicklungserregung dienen, indem sie durch ihre bloße Anwesenheit innerhalb des Eies als Katalysatoren beschleunigend und fördernd auf die Vorgänge des Wachstums und der Furchung einwirken, die auch ohne die Gegenwart des Spermiums bis zu einem gewissen Grade selbständig, allerdings langsamer, verlaufen können. In solcher Weise stellte sich Loeb die Bedeutung der Spermien bei denjenigen Tieren vor, bei denen die künstliche Parthenogenese leicht eingeleitet werden kann, und deren Eier häufig ohne erkennbare äußere Einflüsse und ohne die Gegenwart des Spermiums die ersten Furchungsteilungen zu durchlaufen vermögen. Daß aber den Spermien von *Rhabditis aberrans* auch diese katalytische Wirkung nicht zugeschrieben werden kann, geht aus einer wichtigen, bisher noch nicht erwähnten Beobachtung hervor: ich habe nämlich festgestellt, daß auch solche Eier sich völlig normal entwickeln können, in die kein Spermium eingedrungen war. So ist also hier die ganze Spermienbildung in jeder Beziehung ein rudimentärer Vorgang und deshalb ebenso nur phylogenetisch zu verstehen wie die Bildung von zweierlei Spermien.

3. Die Entstehung von Männchen.

Nun drängt sich die Frage auf, warum denn zuweilen bei *Rhabditis aberrans* Männchen entstehen. Es müßte zunächst festgestellt werden, ob die Männchen in ihren Keimzellen und somatischen Zellen ein Chromosom weniger haben als die Weibchen. Leider kann ich hierüber nichts aussagen, da die Männchen so sehr selten sind, und in den wenigen Tieren, die mir zur Verfügung standen, das Zählen der Chromosomen nicht gelang. Wir wollen die Annahme machen, sie verhielten sich ebenso wie jene von *Angiostomum nigrovenosum*; wenn das so ist, wie kommt die um eins geringere Chromosomenzahl der Männchen zustande?

Die erste Möglichkeit wäre darin gegeben, daß wie bei den Aphididen und Phylloxeriden während der Eireifung ein Chromosom zugrunde geht. Für diese Annahme liefern mir aber meine Präparate keine Anhaltspunkte. Zudem ist es mir zum mindesten unwahrscheinlich, daß in der Eireifung eine Chromatinregulation neu eingeführt werden sollte, eigens zu dem Zweck, die Entstehung von Männchen zu ermöglichen, die in ihrer geringen Zahl und wegen des Fehlens ihres sexuellen Instinktes für die Erhaltung der Art doch gänzlich bedeutungslos sind.

Eine andre Erklärung ist die folgende: die Männchen von *Rhabditis aberrans* entstehen aus befruchteten Eiern und zwar aus solchen, die mit einem männchenbestimmenden Spermium befruchtet worden sind. Man kann annehmen, daß die wenigen männchenbestimmenden Spermien, die noch gebildet werden, einen besonderen physiologischen Reiz auf das Ei ausüben, dem zufolge ein solches Ei die zweite Reifeteilung durchmacht, so daß der dann mit der reduzierten Chromosomenzahl versehene Eikern mit dem Spermakern verschmelzen kann.

Ein einziges Mal konnte ich, wie schon erwähnt, tatsächlich ein derartiges Verhalten an einem Ei wahrnehmen, jedoch gelang leider nicht der Nachweis, daß das befruchtete Ei sich zu einem Männchen entwickelte. Das betreffende Muttertier wurde isoliert, und die sechs zuerst abgelegten Eier, unter denen sich das befruchtete befand, weiter beobachtet. Alle entwickelten sich zum Larvenstadium; hier aber gingen zwei Tiere zugrunde und die vier übrigen wurden zu Weibchen. So kann ich keinen Beweis für die Richtigkeit meiner Annahme erbringen. Da bei der großen Seltenheit der ganzen Erscheinung der Versuch nicht wiederholt werden konnte, muß die Frage, nach dem

Entstehen der Männchen auf dem heutigen phylogenetischen Stadium der Art zunächst offen bleiben.

4. Das Reduktionsproblem.

Die Fragen nach dem Unterschied zwischen Ovo- und Spermatogenese, sowie nach dem Verhalten des Chromatins bei Parthenogenese stehen bei *Rhabditis aberrans* in engem Zusammenhang mit den Fragen nach der Chromosomenconjugation und -reduktion.

Ein Vergleich zwischen jungen Ovocyten I. O. und Spermatocyten I. O. zeigt sogleich einen großen Unterschied: in den Spermatocyten sind die Autosomen gepaart, nur die Geschlechtschromosomen nicht, in den Ovocyten sind dagegen alle Chromosomen ungepaart. Dementsprechend ist die erste Reifeteilung nur für die Doppelchromosomen der Spermatocyten eine Reduktionsteilung; alle übrigen, sowohl die Geschlechtschromosomen der Spermatocyten als auch sämtliche Chromatinelemente der Ovocyten werden äqual verteilt. Dieses Zusammentreffen von Chromosomenkonjugation und Reduktionsteilung einerseits, von Nicht-Konjugation und Äquationsteilung andrerseits steht gut mit der Auffassung Boveris (1904) im Einklang, der in der Konjugation nur einen Mechanismus zur Ermöglichung der Reduktionsteilung sieht.

An dieser Stelle sei nun auch die Frage berührt, ob wir die Eier von *Rhabditis aberrans* als obligatorisch oder als fakultativ parthenogenetisch anzusehen haben. Die ersteren machen nur Äquationsteilungen durch, fakultativ parthenogenetische Eier, die befruchtet werden können, erleiden stets die Reduktion. Wie wir nun gesehen haben, können, wenn auch nur in seltenen Fällen, die Eier von *Rhabditis aberrans* befruchtet werden; daher muß man sie als fakultativ parthenogenetisch bezeichnen, obwohl diejenigen von ihnen, die sich wirklich parthenogenetisch entwickeln, keine Reduktion erleiden; sie verhalten sich also anders als die übrigen fakultativ parthenogenetischen Eier. Sie entwickeln sich, der oben ausgesprochenen, aber noch nicht bewiesenen Hypothese nach, befruchtet, wenn ein männchenbestimmendes Spermium eingedrungen ist, indem dieses die Reduktion im Ei auslöst, entwickeln sich aber parthenogenetisch, wenn ein solches Spermium nicht eingedrungen ist, sei es keines, sei es ein weibchenbestimmendes, denn dann wird die Reduktion nicht ausgelöst.

Für die Frage der Chromosomenkonjugation ist es schließlich auch von einigem Interesse, daß weder in den heranwachsenden Ovocyten noch in den Spermatocyten vor der Herausbildung der Chromosomen, irgendein Doppelcharakter der Chromatinfäden zu erkennen war. In den ersteren sollte man es auch nicht erwarten, weil die Chromosomen in der Spindel nicht gepaart sind; wohl aber sollte man es von den Chromatinsträngen der Spermatocyten annehmen. Es ließe sich mancherlei zur Erklärung der Tatsache anführen, allerdings nur rein hypothetisches. In beiden Keimzellenarten könnten die Fäden, allerdings nicht nachweisbar gepaarte Chromosomen darstellen, oder aber die Konjugation der Chromosomen könnte hier viel später erfolgen als man es nach dem Verhalten andrer Tiere als Regel ansehen muß, nämlich erst nach der Herausbildung der Chromosomen.

Wenn das Eindringen des männchenbestimmenden Spermiums in das Ei die Reduktionsteilung herbeiführt, so kommt diese zustande, ohne daß die Chromosomen vorher gepaart waren. Vielleicht conjugieren sie eben unter dem Einfluß des eingedrungenen, männchenbestimmenden Spermiums. Das sind aber alles Fragen, die jetzt noch in keiner Weise beantwortet werden können. Aber man sieht daraus welche Fülle von Problemen sich aufrollt, sobald man die Chromosomengeschichte von Arten studiert, die sich hinsichtlich der Fortpflanzung anders verhalten, als die rein zweigeschlechtlichen.

Freiburg im Br., im August 1912.

Literaturverzeichnis.

W. B. von Baehr, 1904, Die Ovogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. III.

Th. Boveri, 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena.

— 1909, Über Geschlechtschromosomen bei Nematoden. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. IV.

— 1911, Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nigrovenosa. In: S. B. phys.-med. Ges. Würzburg.

— 1899. Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. In: Festschr. zum 70. Geburtstage von C. v. Kupffer.

C. L. Edwards, The idiochromosomes in Ascaris megalocephala and Ascaris lumbricoides. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. V.

— 1911, The sex chromosomes in Ascaris felis. Ibid. Bd. VII.

A. Gulick, 1911, Über die Geschlechtschromosomen bei einigen Nematoden nebst Bemerkungen über die Bedeutungen dieser Chromosomen. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. VI.

O. Hertwig, 1890, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVI.

A. Kühn, 1908, Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren Daphnia pulex de Geer und Polyphemus pediculus de Geer. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. I.

J. Loeb, 1906, Untersuchungen über künstliche Parthenogenese und das Wesen des Befruchtungsvorganges.

H. Marcus, 1906, Ei- und Samenreife bei Ascaris canis (Ascaris mystax). In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII.

E. Maupas, 1899, La Mue et l'Enkystement chez les Nematodes. In: Arch. zool. expér. (3). T. VII.

— 1900, Modes et formes de réproduction des Nematodes. In: Arch. zool. expér. (3) T. VIII.

T. H. Montgomery jr., 1911, The spermatogenesis of an Hemipteron, Euschistus. In: Journ. Morphol. Vol. XXII.

T. H. Morgan, 1909, A biological and cytological study of sex determination in Phylloxerans and Aphids. In: Journ. exper. zool. Vol. VII.

— 1912, The elimination of the sex chromosomes from the male-producing eggs of Phylloxerans. Journ. exp. zool. Vol. XII.

C. Neuhaus, 1903, Die Postembryonalentwicklung der Rhabditis nigrovenosa. In: Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXXVII.

F. A. Potts, 1910, Notes on the free-living Nematodes. 1. The hermaphrodite species. In: Quart. Journ. mikr. sc. (N. S.). Vol. LV.

D. Tretjakoff, 1904, a. Die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV.

— 1904b, Die Bildung der Richtungskörperchen in den Eiern von Ascaris megalocephala. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXV.

W. Schleip, 1909, Die Reifung des Eies von Rhodites rosae. L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung. Zool. Anz. Bd. XXXV.

— 1911a, Über die Chromatinverhältnisse bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Berichte d. Naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. Bd. XIX.

— 1911b, Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung. In: Arch. f. Zellforsch. Bd. VII.

— 1912, Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. In: Ergebn. u. Fortschritte d. Zool. Bd. III.

A. Schneider, 1866, Monographie der Nematoden. Berlin.

E. B. Wilson, 1909, Recent researches on the determination and heredity of sex. In: Science. N. S. Vol. XXIX.

H. E. Ziegler, 1895, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren wurden bei einer Tubuslänge von 160 mm mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates auf Objekttischhöhe entworfen, mit Ausnahme der Figuren 6—8, die mit dem Leitzschen Zeichenprojektionsapparat nach Edinger bei der Tubuslänge 160 mm gezeichnet wurden.

Bezeichnungen:

A.dr, Analdrüsen;
B, Bursa;
D, Darm;
D.Z, Darmzelle;
E.D, Enddarm;
Ei, Eikern;
G.Z, Geschlechtszelle;
H, Heterochromosom;
Ho, Hoden;
K.Z, Keimzone;
L, Lippen;
Me, dorsales Medianstück hinter der Spicula;
M.H, Mundhöhle;
N, Nervenring;
Oes, Oesophagus;
Ov, Ovarium;
Ovoc, Ovocyte;
P, Papillen des ♂;
R.K, Richtungskörper;
R.s, Receptaculum seminis;
♀, weiblicher Vorkern.
R.Z, Reifungszone;
Spc, Spicula;
Sp, Spermatide;
Sperm, Spermatocyte;
T.Z, Terminalzelle;
U, Uterus;
V, Vulva;
V.d, Vas deferens;
W.Z, Wachstumszone;
Z, Zahnapparat;
♂, männlicher Vorkern;

Tafel III.

Fig. 1. Weibchen nach dem Leben. Zeiss: Obj. C, Comp.-Oc. 4.

Fig. 2. Vorderende des ♀ nach dem Leben. Zeiss: Obj. E, Comp.-Oc. 4.

Fig. 3. Schwanz des ♀ nach dem Leben. Zeiss: Obj. E, Comp.-Oc. 4.

Fig. 4. Männchen. Nach dem Leben. Zeiss: Obj. C, Comp.-Oc. 4.

Fig. 5. Schwanz des ♂. Nach dem Leben. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 4.

Fig. 6. Halbschematische Rekonstruktion des Ovariums zur Zeit der Spermatogenese. Zeiss: Aprochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 2. Leitzscher Zeichenprojektionsapparat nach Edinger.

Tafel IV.

Fig. 7. Halbschematische Rekonstruktion des Ovariums zur Zeit der Ovogenese. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 2. Leitzscher Zeichenprojektionsapparat nach Edinger.

Fig. 8. Halbschematische Rekonstruktion des Hodens. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 2. Leitzscher Zeichenprojektionsapparat nach Edinger.

Fig. 9—13. Entwicklung der Ovarialanlage. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 6.

Fig. 9. Zwei Keimzellen und zwei Hüllzellen.

Fig. 10. Zwei Keimzellen und mehrere Hüllzellen.

Fig. 11. Vierzellige Keimdrüse.

Fig. 12. Achtzellige Keimdrüse.

Fig. 13. 12—16zellige Keimdrüse.

Fig. 14. Keimzelle der zweizelligen Gonade. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 12.

Fig. 15. Keimzelle der 12—16zelligen Gonade. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 12.

Fig. 16—25. Stadien der Ovogenese. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 12.

Fig. 16. Ovogonium.

Fig. 17 u. 18. Ovogonienteilungen.

Fig. 19. Synapsis.

Fig. 20—22. Wachstumsstadien.

Fig. 23—25. Herausdifferenzierung der Chromosomen.

Tafel V.

Fig. 26—32. Stadien der Ovogenese. Zeiss, Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc 12.

Fig. 26. Herausdifferenzierung der Chromosomen.

Fig. 27 u. 28. Äquatorialplatten der Reifeteilung, Polansicht.

Fig. 29. Richtungsspindel, tangential.

Fig. 30. Metakinese der Reifeteilung.

Fig. 31. Äquatorialplatte der ersten Furchungsteilung.

Fig. 32. Somatischer Kern des Embryo in Prophase.

Fig. 33—38. Reifeteilung und Befruchtung, nach Präparaten. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp. Oc. 4. Erklärung siehe Text.

Fig. 39—49. Reifeteilung und Befruchtung, nach dem Leben. Zeiss, Obj. E, Comp.-Oc. 6. Erklärung siehe Text.

Tafel VI.

Fig. 50 u. 51. Übergang von Spermato- zu Ovogenese.

Fig. 50. Schnitt durch die Ovarien eines jungen Zwitters, in dem linken Ovarialabschnitt Beginn der Ovogenese. Zeiss: Imm. 1,5, Comp.-Oc. 2.

Fig. 51. Spermatiden, die letzte Spermatocyte und die erste Ovocyte. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 4.

Fig. 52—73. Spermatogenese. Zeiss: Apochr. Imm. 1,5, Comp.-Oc. 12.

Fig. 52. Spermatocyte I. O.

Fig. 53 u. 54. Herausdifferenzierung der Chromosomen.

Fig. 55—58. Äquatorialplatten der ersten Samenreifeteilung.

Fig. 59. Schräge Ansicht der Metakinese der ersten Samenreifeteilung.

Fig. 60 u. 61. Seitliche Ansichten der ersten Samenreifeteilung zeigen zurückbleibende Chromosomen.

Fig. 62—64. Spermatocyten II. O., davon Fig. 63 und 64 Schwesterzellen.

Fig. 65 u. 67. Seitliche Ansichten der zweiten Samenreifeteilung; zeigen zurückgebliebene Chromosomen.

Fig. 66. Schwesterspermatiden mit je neun Chromosomen.

Fig. 68. Seitliche Ansicht von zwei Schwesterspermatiden; die Chromosomen sind nachgewandert.

Fig. 69 u. 70. Loslösung des Spermiums vom Restkörper.

Fig. 71 u. 72. Schwesterspermatiden mit einseitig zurückbleibendem Chromosomen.

Fig. 73. Ebensolche neben normalen Spermatiden und Spermien.

Zur Entwicklung von Gordius aquaticus Villot.

Von

N. Th. Meyer.

(Aus dem zootomischen Kabinet der Kais. Universität zu St. Petersburg.)

Mit Tafel VII und VIII.

Das auf die embryologische Entwicklung von *Gordius aquaticus* bezügliche Material wurde von mir im Sommer 1911 auf der Borodinschen Süßwasserstation am See Seliger gesammelt. Die Zahl der mir zur Verfügung stehenden *Gordius* betrug 201 Exemplare, darunter nur sechs Weibchen. Meissner und Villot hatten bereits auf das numerische Überwiegen der Männchen hingewiesen, allein nach Meissner sollten auf ein Weibchen etwa fünf bis sechs Männchen kommen.

Die Fadenwürmer vermehren sich in der Gefangenschaft ziemlich gut, wenn man das Wasser möglichst selten wechselt; im entgegengesetzten Falle bleiben sie nicht lange am Leben, und beim Durchlüften gehen sie schon nach einem Tage zugrunde. Bekanntlich legt *G. aquaticus* seine Eierschnüre an den unteren Stengelteilen von *Potamogeton,* in der Nähe der Wurzel ab. Die Eierschnur wird in einer doppelten Spirale um den Stiel gewickelt. Der Durchmesser dieser anfangs dünneren Schnur erreicht einige Zeit nach der Ablage den Querdurchmesser des erwachsenen Wurmes selbst. Sie ist von ausgesprochen milchweißer Farbe. Das Weibchen windet sich um die Schnur und bleibt 4 Wochen hindurch, d. h. bis zu dem Ausschlüpfen der Larven, unbeweglich sitzen, worauf es zugrunde geht. Die Männchen sterben um die gleiche Zeit ab (wenigstens war dies in meinem Aquarium der Fall); auch im See konnte ich dieselben nach dem 20. bis 25. Juli fast gar nicht mehr antreffen, d. h. nach der Zeit, wo die Jungen ausschlüpfen. Die Eiablage beginnt Anfang Juli; die Entwicklung dauert 28 Tage, wie dies auch schon Meissner angab.

Ich begann die Eier etwa eine halbe Stunde nach deren Ablage zu fixieren; hierauf erfolgte das Fixieren in unregelmäßigen Zeitintervallen. Als Fixierungsflüssigkeiten verwendete ich: FLEMMINGsche Mischung, MEVES Gemisch, Pikrinessigsäure und 2%iges Formalin. Alle diese Methoden erwiesen sich als tauglich, namentlich aber die beiden ersteren derselben. Sublimat und Alkohol ergaben, wenigstens für frühe Stadien, ganz schlechte Resultate, indem sie die Eier zum Schrumpfen brachten. Für das Tingieren der Schnitte benutzte ich folgende Färbemittel: Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, DELAFIELDsches Hämatoxylin, Hämalaun und Phenosafranin mit Nachfärbung nach BLOCHMANN. Die besten Resultate erzielte ich mit der ersten und mit der letzten Methode. In toto färbte ich mit salzsaurem Carmin, welcher unter anderm auch die karyokinetischen Figuren gut differenzierte.

Eine halbe Stunde nach der Eiablage befinden sich die Eier auf dem Stadium des Verschmelzens der Kerne; der eine Kern ist groß und von unregelmäßiger Figur, der andre kleiner und mehr oder weniger rund. In dem ersteren der beiden ist das Chromatin in Gestalt eines lockeren Netzes angeordnet, wobei dem Kern ein deutliches Caryosom zu unterscheiden ist; in dem andern Kerne ist das Chromatin gleichsam zu einem Knäuel angesammelt, welcher aus dickeren Chromosomen besteht und das Caryosom verdeckt; späterhin treten die Chromosomen auseinander und das Caryosom ist mehr oder weniger deutlich zu erkennen. In beiden Fällen nimmt das Chromatin den Mittelpunkt des Kernes ein. Das Plasma enthält nur sehr wenig Dotter, welcher in Gestalt feinster Körnchen zerstreut liegt. Auf dicken Schnitten bemerkt man bei der Betrachtung von der Eioberfläche aus ein feines Netzwerk oder vielmehr eine Art von Aderung; diese Adern werden von HEIDENHAINschem Hämatoxylin stärker gefärbt, als das Protoplasma.

Welcher von den beiden erwähnten Kernen der männliche ist, und welcher der weibliche, ist schwer zu entscheiden. MONTGOMERY vermutet, daß der große Kern der männliche sei, der kleinere hingegen der weibliche.

Nach der Verschmelzung beider Kerne zu einem gemeinsamen Kern nimmt letzterer eine regelmäßige runde Gestalt an; sein Chromatin ordnet sich zu einzelnen Strängen und Körnchen an, welche der Kernhülle anliegen und derselben ein unregelmäßiges, gleichsam unterbrochenes Äußere verleihen. Wie bereits weiter oben erwähnt wurde, ist ein Caryosom in dem Kerne enthalten; dieses färbt sich bei der Färbung der Zelle mit Safranin und weiter nach BLOCHMANN intensiv rot.

Nach einem Ruhestadium beginnt das Ei sich zu furchen, wobei der Kern die Gestalt der ersten Furchungsspindel annimmt (Fig. 1). Was die Zahl der Chromosomen betrifft, so ist es sehr schwer dieselben zu zählen, da ihre Größe außerordentlich gering ist, ich glaube indessen annehmen zu können, daß ihre Zahl 7—9 beträgt; MONTGOMERY gibt an, es wären ihrer 8. Dieser selbe Autor weist mehrfach auf das gänzliche Fehlen von Centrosomen hin, doch habe ich solche in allen Furchungsbildern deutlich erkennen können; sie sind von einer deutlichen Strahlung umgeben (Fig. 3). Eine Orientierung des Eies ist unmöglich, indem der zweite Richtungskörper eine in bezug auf die Furchungsspindeln unregelmäßige Lage einnimmt. Das erste Richtungskörperchen habe ich nicht entdecken können; nach MONTGOMERY wird dasselbe noch im Mutterkörper abgeschieden. Das zweite Richtungskörperchen bleibt dagegen sehr lange erhalten, und zwar bis zu der definitiven Formierung des Embryos.

Die Furchung des Eies ist eine totale und fast äquale. Sie ist beträchtlichen individuellen Schwankungen unterworfen und weist im allgemeinen einen unregelmäßigen Charakter auf. Die Abweichungen machen sich dadurch bemerkbar, daß z. B. nach dem Stadium mit zwei Blastomeren bald drei, bald plötzlich ganze vier Blastomeren auftreten und dabei auch verschieden angeordnet sind. Die beiden ersten Blastomeren sind gewöhnlich von gleicher Größe (Taf. VII, Fig. 2), bisweilen aber unterscheiden sie sich recht beträchtlich durch ihre verschiedene Größe. Hierauf teilt sich das Ei in drei Blastomeren, wobei zwei Fälle eintreten können: 1) nach der Teilung ordnen sich die drei Blastomeren in den Ecken eines Dreiecks an (Taf. VII, Fig. 4), wie dies auch bei *Ascaris* der Fall ist; 2) alle drei Blastomeren lagern sich in einer Linie, worauf die ganze Figur von der Seite gesehen eine nur wenig gebogene Gestalt annimmt (Taf. VII, Fig. 5). Endlich, aber viel seltener, werden aus den zwei Blastomeren sofort vier gebildet. Bei der weiteren Teilung teilt sich in dem ersten der zwei oben angeführten Fälle (Fig. 4) die eine der beiden Zellen und es ergeben sich vier Blastomeren (Taf. VII, Fig. 6) und bei weiterer Teilung fünf Blastomeren. In dem zweiten Falle dagegen (Fig. 3 u. 5) ergibt sich bei den Teilungen der einen Blastomere, und zwar der mittleren, ein Viereck, dessen eine Diagonale viel länger ist, als die andre. Teilt sich dagegen eine der äußersten Blastomeren, so entsteht eine aus einer Zellreihe bestehende Säule (Taf. VII, Fig. 7). Auch in diesem Falle ergibt sich ein aus vier Zellen bestehendes Stadium. Diese vier Blastomeren liegen entweder alle in einer Ebene, oder es liegen drei derselben in einer, die vierte in einer andern Ebene; letzteres Verhalten ist das seltenere. Auf den Stadien mit fünf Blastomeren wiederholt sich das gleiche: entweder es liegen alle fünf Blastomeren in einer Ebene (Taf. VII, Fig. 9), oder aber die eine derselben liegt in einer andern Ebene (Taf. VII, Fig. 8). Das darauffolgende Stadium besteht aus sechs Zellen. Auch hier liegen die Blastomeren bald in zwei Ebenen, zu je drei in einer, bald liegen alle sechs in einer einzigen Ebene (Taf. VII, Fig. 10). Hierauf bilden sich acht Blastomeren, welche stets in zwei Ebenen, zu vieren in jeder, angeordnet sind (Taf. VII, Fig. 12). Verhältnismäßig selten trifft man eine Teilung in sieben Blastomeren; in letzterem Falle sind vier Zellen in einer Ebene angeordnet und werden von den drei in einer andern Ebene liegenden Zellen gleichsam umfaßt (Taf. VII, Fig. 11). Nach dem achtzelligen Stadium zerfällt das Ei gleich in 16 Blastomeren, welche anfangs nur locker miteinander verbunden sind. Späterhin treten sie näher aneinander und bilden eine Blastula, welche aus 16 gleich großen Zellen besteht (Taf. VII, Fig. 13 u. 14). Die Blastula ist von ovaler Gestalt und im Querschnitt regulär kreisförmig. Die zwischen diesen Zellen enthaltene Höhlung ist anfangs verhältnismäßig klein, nimmt aber bei der weiteren Teilung der Blastomeren an Größe zu. Schließlich besteht die Blastula aus 32 Zellen.

Sowohl auf dem Stadium der Zweiteilung, wie auch auf den darauffolgenden Stadien sind die nebeneinanderliegenden Blastomeren nicht selten durch protoplasmatische Brücken miteinander verbunden. Diese Brücken werden dunkler gefärbt, als das Plasma und sind sowohl an Zellen zu bemerken, welche sich soeben getrennt haben und mit ihrer flachen Seite noch dicht aneinanderliegen, wie auch an den Blastomeren, welche eine kugelförmige Gestalt angenommen haben und sich zur weiteren Teilung anschicken. In letzterem Falle treten die Blastomeren etwas auseinander, so daß sie sich nur noch in einem Punkte berühren, wo denn auch die dünnen, von einer Zelle zur andern hinüberziehenden, sich mit HEIDENHAINschem Hämatoxylin dunkel färbenden Fasern deutlich zu erkennen sind. Bisweilen ziehen sich diese Fäserchen vom Kerne der einen Zelle zu dem Kerne der benachbarten; in andern Fällen endigen sie im Plasma der Blastomere. Allem Anschein nach repräsentieren diese Fäserchen Reste von den Fäden der achromatischen Spindel der vorhergehenden Teilung.

Nunmehr beginnt die Bildung des inneren Blattes. Dieser Vorgang besteht in einer unipolaren Einwanderung von Zellen. Zur Zeit dieser Einwanderung ist die Blastula meist an einer ihrer Längsseiten etwas eingedrückt, und eben von dieser Seite (Taf. VII, Fig. 15) beginnt denn auch die Zelleneinwanderung. Dieser Vorgang beginnt mit dem Weggang von ein bis zwei Zellen, welche in das Blastocöl gelangend sich energisch zu teilen beginnen. Im allgemeinen ist aber der Prozeß der Bildung des inneren Blattes nicht selten Abweichungen unterworfen: 1) wird ein Pol der Blastula bisweilen mit Zellen angefüllt, woher der Eindruck erweckt wird, als wanderten die Zellen von den schmalen Seiten der Blastula ein (Taf. VII, Fig. 16) und 2) dringt in andern Fällen ein Zellensäulchen ein (oder richtiger gesagt, die eingewanderten Zellen legen sich zu Säulchen zusammen), welches die Höhle der Blastula durchschneidet (Taf. VII, Fig. 18); 3) endlich ist eine schwache Andeutung einer Invagination zu bemerken. Die eingewanderten Zellen fahren fort sich intensiv zu teilen und füllen das ganze Blastocöl aus. Die an der Peripherie verbliebenen Zellen teilen sich ihrerseits ebenfalls in verstärktem Maße. Schließlich entsteht ein aus zahlreichen kleinen Zellen bestehendes Ectoderm und eine innere Masse großer, das Blastocöl ausfüllender Zellen (Taf. VII, Fig. 19 u. 20). TRETJAKOFF bezeichnet diese Zellen als mesenchymatöse, nach Analogie mit ähnlichen Zellen bei den Anneliden. Es dürfte wohl richtiger sein, dieselben einstweilen mit der neutralen Bezeichnung eines inneren Blattes zu versehen. Auf diesem Stadium liegen die Kerne der äußeren Schicht der äußeren Wand der Zellen fast ganz dicht an, während die Kerne der inneren Zellen ihre ursprüngliche Lage in der Mitte der Zellen beibehalten. Die weitere Entwicklung eines derartigen kompakten Keimes äußert sich darin, daß sich an einem seiner Pole von der äußeren Schicht eine anfangs nur schwache Einstülpung bildet, welche sodann allmählich tiefer wird. Von diesem Momente an erhält man die Möglichkeit den Embryo zu orientieren. Die Einstülpung entspricht seinem Hinterende, worauf TRETJAKOFF bereits hingewiesen hatte; die Einstülpung selbst stellt die Anlage eines Teiles des Darmes dar (Taf. VIII, Fig. 21). Die den Darm ergebende Vertiefung nimmt an Größe zu und dringt in die Masse der Zellen des inneren Blattes ein, indem sie dieselben gleichsam auseinanderschiebt. Die inneren Zellen scheinen ihre Grenzen eingebüßt zu haben und es sind nur noch ihre Kerne zu sehen. Es ist übrigens sehr wohl möglich, daß diese Erscheinung eine Folge der Fixierung ist.

Es ist von Interesse, daß der Keim auf diesem Stadium kürzer wird und eine fast kugelförmige Gestalt annimmt. Hierauf beginnt auch von dem der ersten Einstülpung gegenüberliegenden Pole ein Säulchen oberflächlicher Zellen in das Innere hereinzudringen. Diese Einstülpung nimmt in der Richtung nach der hinteren Anlage des Darmes an Größe zu. Damit ist der gesamte Darmkanal angelegt, welcher mit zwei Öffnungen nach außen mündet — einer Mundöffnung (Taf. VIII, Fig. 22 u. 23) und einer Afteröffnung. Nach der späteren Krümmung des Embryos zu urteilen, ist der Bogen des Darmes mit seiner convexen Seite der Rückenfläche des Embryos zugewendet.

Montgomery scheint dieses Stadium ganz übersehen zu haben, da er dasselbe nirgends erwähnt. Für die Bildung des Stomodäum hält dieser Autor die viel später auftretende Einstülpung des Rüssels. Inzwischen beginnt der Embryo selbst von neuem länger zu werden und geht von der kugelförmigen zu einer cylindrischen Gestalt über. Das weitere Schicksal des Darmes ist folgendes. Die vordere Öffnung, wie auch das ganze vordere Drittel des Darmes werden unsichtbar und man bekommt eine gewisse Zeit hindurch den Eindruck, als wäre das Stomodäum vollständig verschwunden. Der darauffolgende Abschnitt schwillt zu einem Bläschen mit deutlich sichtbarer Höhlung an, während der hinter dem Bläschen befindliche Darmabschnitt seinen früheren Charakter eines geraden, dünnen Rohres beibehält (Taf. VIII, Fig. 25), welches am hinteren Körperende nach außen ausmündet. Da die Speiseröhre der ausgebildeten Larve den Charakter eines außerordentlich dünnen Rohres aufweist, glaube ich annehmen zu können, daß das Verschwinden auf dem vorhergehenden Stadium ein nur scheinbares ist. Was das Bläschen betrifft, so entspricht es der »Drüse« (»glandula«) Montgomerys und der »Speiseröhre« Schepotieffs.

Wir können nunmehr den Charakter der Keimblätterbildung bei *Gordius* klarlegen. Bei *Paragordius* verläuft dieser Vorgang nach Montgomery in folgender Weise. Die Gastrula wird durch eine typische Invagination gebildet, wobei erst nach dem Auftreten einer deutlichen Einstülpung ein Teil der diese letztere auskleidenden Elemente in den übrigen Teil des Blastocöls auswandert und auf diese Weise das Mesoderm entstehen läßt.

Wie haben wir nun die oben beschriebene Bildung des inneren Blattes bei *Gordius* auszulegen? Man könnte in diesem Prozesse der unipolaren Einwanderung einen der Gastrulation von *Paragordius* homologen Vorgang erblicken, allein dies würde wohl kaum der Wirklichkeit entsprechen. Am richtigsten ist es für den Moment der Gastrulation die Bildung einer Einstülpung am hinteren Ende des kompakten Keimes anzusehen, aus welcher der hintere Teil des Darmes hervorgeht. Dieser Teil würde in diesem Falle dem Mitteldarme (»Bläschen«) und dem Proctodäum zusammengenommen entsprechen. Was nun die der Gastrulation vorangehende Bildung des inneren Blattes betrifft, so kann man dieselbe für eine Differenzierung der mesodermalen Elemente ansehen. Es ist dies sozusagen eine sehr frühzeitige Bildung des Mesenchyms, wobei die mesenchymatösen Zellen schon vor der Bildung der beiden primären Keimblätter aus dem gemeinsamen Blastoderm des Embryos ausgeschieden werden.

Die Ectodermzellen nehmen auf der ganzen Ausdehnung des Körpers (mit Ausnahme von dessen Vorderende) des in die Länge gestreckten Embryos an Zahl ab und erhalten die Gestalt dünner Plättchen mit einem Plasmahöcker in der Nähe des Kernes. Am Vorderende des Körpers dagegen sind die einstweilen noch hohen Ectodermzellen in großer Anzahl zusammengedrängt (Taf. VIII, Fig. 24). Auf der Bauchseite zieht sich ein schmaler Streifen ebensolcher Ectodermzellen hin; es ist dies die Anlage des Nervensystems. Zwischen diesem Streifen und dem Darm tritt in der inneren Masse eine Höhlung auf (Taf. VIII, Fig. 26). Inzwischen häufen sich die Ectodermzellen immer mehr und mehr an dem Vorderende des Embryos an; infolgedessen nimmt das Vorderende an Dicke zu und der Embryo selbst bekommt eine etwa birnförmige Gestalt. Hierauf tritt an seinem Vorderende eine neue Einstülpung des Ectoderms auf, welche in Gestalt einer breiten, von Ectodermzellen ausgekleideten Vertiefung in das Innere des Körpers hereinragt; es ist dies die Anlage des Rüssels. Die Wandungen dieser Einstülpung werden infolge intensiver Vermehrung der Zellen mehrschichtig. Diese Ectodermzellen fahren fort sich zu teilen, wodurch sie die Elemente des inneren Blattes vollständig aus dem vorderen Pole verdrängen. Auf solchen Stadien kann man nicht selten mit völliger Sicherheit einen Zusammenhang des Grundes der Rüssel — d. h. der zweiten vorderen Einstülpung, mit dem Bläschen des Darmes vermittels eines äußerst dünnen, ziemlich langen Kanälchens feststellen; es ist dies augenscheinlich das Stomodäum (Taf. VIII, Fig. 28), welches früher verschwunden zu sein schien, während seine Ausmündung an dem Grunde der Rüsseleinstülpung den Mund darstellt. Wir treten hiermit der Deutung der mehrfach erwähnten bläschenförmigen Erweiterung des Darmes durch die früheren Autoren näher. Darüber, daß diese Erweiterung unmittelbar einen Bestandteil des Darmes ausmacht, kann nicht der geringste Zweifel bestehen, und zwar aus dem Grunde, weil nicht selten (Taf. VIII, Fig. 28) mit der größten Deutlichkeit ein Übergang dieser Erweiterung einerseits in den vorderen und anderseits in den hinteren Darmabschnitt zu bemerken ist. Was nun Montgomery betrifft, so legt derselbe dem Bläschen ganz unrichtigerweise die Bedeutung einer (höchstwahrscheinlich giftigen) Drüse bei, und hält das Stomodäum für den Ausführgang dieser Drüse, den Mund hingegen für die Ausmündung dieses Ganges. Eine solche Deutung ist umso merkwürdiger, als MONTGOMERY selbst auf dem Stadium des birnförmigen Embryos einen direkten Zusammenhang zwischen dem Lumen der »Drüse« und demjenigen des hinteren Darmabschnittes zugibt. Späterhin aber wird die Anlage der Drüse, nach seinen Worten zu urteilen, von dem Darme abgeschnürt. Indem wir die Frage bei Seite lassen, ob wir es hier mit einem Beobachtungsfehler zu tun haben (was das wahrscheinlichere ist), oder ob bei der Larve von *Paragordius* in der Tat eine Durchschnürung des Darmes in zwei Hälften stattfindet, erkennen wir doch ganz deutlich, daß die »Drüse« von MONTGOMERY gar keine Drüse ist, sondern der mittlere, aufgeblasene Abschnitt des Darmes. Auch SCHEPOTIEFF ist es, soweit man aus seinen Abbildungen urteilen kann, nicht gelungen, eine unmittelbare Verbindung zwischen der Bläschenhöhlung und dem hinteren Abschnitt des Darmtractus festzustellen. Dieser Autor bezeichnet das Bläschen indessen als Speiseröhre, während er den gesamten, innerhalb des Rüssels gelegenen Teil des Darmes als »Mundhöhle« oder als »Schlund« bezeichnet. Abgesehen von der Frage in wie weit man berechtigt ist, ein und dasselbe Organ mit zwei verschiedenen Namen zu bezeichnen, muß überhaupt bemerkt werden, daß die Bezeichnung einer »Mundhöhle« durchaus nicht auf den langen, dünnen, bei *Paragordius* sogar mehrfach geschlungenen Kanal paßt, welcher die Mundöffnung mit dem Bläschen verbindet. Viel richtiger ist es, diesen langen Gang als »Speiseröhre« zu bezeichnen. Was nun das Bläschen betrifft, so wollen wir dasselbe einstweilen unter diesem neutralen Namen belassen, solange sein Ursprung nicht völlig einwandfrei festgestellt sein wird; höchstwahrscheinlich wird man das Bläschen für den Mitteldarm ansehen müssen. Indem wir zu dem Embryo zurückkehren, so sehen wir, daß derselbe sich auf dem darauffolgenden Stadium mit einer Cuticula bedeckt, und daß der Anus auf die Bauchseite verlagert wird, nach welcher der Embryo sich zu krümmen beginnt. Diese Umbiegung erfolgt auf der Grenze zwischen dem verdickten vorderen und dem Rumpfabschnitt und wird zweifelsohne dadurch hervorgerufen, daß die Eihülle das Wachstum in gerader Richtung verhindert. Bei dem ferneren Wachstum des Embryos fährt derselbe fort, sich spiralförmig zu krümmen. Die Höhlungen des hinteren Darmabschnittes sowie des Bläschens verengern sich. Die Rüsseleinstülpung wird schwach eingeschnürt, wobei sie in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt zerfällt. An den Seitenwandungen dieser Einstülpungen entstehen die Rüsselhaken in Gestalt von Verdickungen der Cuticula.

Die den Körper der Larve bedeckende Cuticula ist sehr dünn; sie bildet Falten, welche dem Larvenkörper ein segmentiertes Aussehen verleihen, allein diese Gliederung geht nicht auf die inneren Organe der Larve über; die Zahl dieser Falten ist bei den Kontraktionen und Ausstreckungen der Larve fortwährenden Schwankungen unterworfen.

Auf dem darauffolgenden Stadium bemerken wir, daß der hintere Darmabschnitt sich stark erweitert, wobei seine Wandungen dünner werden. Tretjakoff vermutet, daß diese Erweiterung durch das Hereindringen der Flüssigkeit, welche die den Darm umgebenden Höhlungen erfüllt, in das Lumen des Darmes hervorgerufen wird. Diese Erweiterung mündet vermittels eines dünnen Ausführganges durch die Afteröffnung nach außen. In dieser Erweiterung sind, wie dies schon von Montgomery ganz richtig beschrieben worden ist, stets ein, seltener zwei ziemlich stark lichtbrechende Einschlüsse enthalten, welche auf Schnitten das Aussehen großer, homogener oder schwach körniger Klümpchen besitzen. Mit Montgomery sind wir geneigt, diese Bildung für "products of metabolic vaste, in which case the intestine of the larva would serve as an excretory organ" anzusehen (vgl. S. 750 von Montgomery).

Weder bei dem birnförmigen Embryo, noch bei der völlig ausgebildeten Larve konnte ich irgendwelche Anlagen von Gonaden entdecken, auf deren Vorhandensein Schepotieff hinweist. Es muß bemerkt werden, daß schon die Zeichnung dieses Autors unwillkürlich vermuten läßt, daß letzterer es eben mit der oben beschriebenen Erweiterung des Darmes und ihren Einschlüssen zu tun gehabt hat; außer den Abbildungen spricht auch die von Schepotieff gegebene Beschreibung der »Gonaden« für diese Annahme. Ihre Kerne enthaltende Hülle ist nichts andres, wie die Zellen des Darmes, während »die innere gallertartige, vollständig homogene Masse« der »Gonaden« die Einschlüsse des Darmes darstellt.

Indem wir die eingehendere Beschreibung der ausgebildeten Larve für eine spätere Arbeit verschieben, wollen wir hier diejenigen hauptsächlichen von uns erzielten Ergebnisse zusammenfassen, welche von denen der früheren Autoren abweichen.

1) Die Bildung der inneren Schicht erfolgt vermittels einer unipolaren Einwanderung. Dieser Vorgang stellt eine frühzeitige Absonderung des Mesenchyms dar.

2) Soweit wir dies einstweilen beurteilen können, wird der Darm in Gestalt zweier Einstülpungen angelegt, welche einander entgegenwachsen und schließlich zu einem Rohre verschmelzen. Die hintere

zuerst auftretende Einstülpung stellt den Mitteldarm samt dem Proctodäum vor.

3) Die Rüsselanlage entsteht in Gestalt einer zweiten Einstülpung am vorderen Ende des Embryos (die einzige vordere Einstülpung von MONTGOMERY).

4) Das »Bläschen« stellt den mittleren Teil des Darmes vor.

5) Anlagen der Genitalorgane sind bei der Larve von *Gordius aquaticus* nicht vorhanden.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht meinem Lehrer, Herrn Privatdozenten V. DOGIEL, unter dessen Leitung ich die vorliegende Arbeit ausgeführt habe, für seine Ratschläge und die mir stets erwiesene Hilfe meinen tiefgefühltesten Dank auszusprechen.

St. Petersburg, im September 1912.

Literaturverzeichnis.

1874. A. VILLOT, Monographie des Dragonneaux. Arch. Zool. exp. T. III.

1881. — Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens. Ann. Sc. Nat. Sér. 6. T. XI.

1887. — Sur le développement et la détermination spécifique des Gordiens vivants à l'état libre. Zool. Anz. Bd. X.

1889. L. CAMERANO, I primi momenti della evoluzione dei Gordii. Mem. Real Accad. Sc. Torino. Ser. 2. T. XL.

1849. G. GRUBE, Über einige Anguillulen und die Entwicklung von Gordius aquaticus. Arch. f. Naturg. Bd. XXIX.

1852. S. LEIDY, Notes on the Development of the Gordius aquaticus. Proceed. Acad. Nat. Sc. Philad. T. V.

1856. G. MEISSNER, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII.

1889. O. VON LINSTOW, Über die Entwicklungsgeschichte und die Anatomie von Gordius talosanus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV.

1886. F. VEJDOVSKY, Zur Morphologie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII.

1894. — Organogenie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII.

1900. HAMMAR, Ist die Verbindung zwischen den Blastomeren wirklich protoplasmatisch und primär? Arch. f. mikr. Anat. Bd. LV.

1901. D. TRETJAKOFF, Entwicklungsgeschichte von Gordius aquaticus. Travaux. Soc. Imp. Natur. St. Petersburg. vol. XXXII liv. 1.

1905. M. RAUTHER, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XL.

1905. MONTGOMERY, The development and structure of the larva of Paragordius. Proceed. Acad. Nat. Sc. Philad.

1908. A. SCHEPOTIEFF, Über den feineren Bau der Gordiuslarven. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

A, Anus; *Bl*, »Blase«; *Cut*, Cuticula; *D*, Darmkanal; *Ect*, Ectoderm; *M*, Zellen des inneren Blattes; *N*, Nervenstrang; *Oe*, Oesophagus; *Rt*, Rüsseltasche; *St*, Stomodäum.

Tafel VII.

Fig. 1. Totalpräparat. Reichert Oc. 4, Obj. 8a.

Fig. 2. Totalpräparat. Reichert Oc. 4, Obj. 8a.

Fig. 3. Querschnitt (2 μ), Heidenhainsches Hämatoxylin. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 4. Totalpräparat, Salzsaures Carmin. Reichert, Oc. 4, Obj. 8a.

Fig. 5. Querschnitt (2 μ), Heidenhainsches Hämatoxylin. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 6—8. Embryo, intra vitam gezeichnet. Reichert, Oc. 4, Obj. 8a.

Fig. 9. Totalpräparat, Salzsaures Carmin. Reichert, Oc. 4, Obj. 8a.

Fig. 10—12. Embryo, intra vitam gezeichnet. Reichert, Oc. 4, Obj. 8a.

Fig. 13. Längsschnitt durch eine sich bildende Blastula (2 μ), Heidenhainsches Hämatoxylin. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 14. Querschnitt durch die Blastula. Heidenhainsches Hämatoxylin. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 15. Einwanderung der Zellen von einer der flachen Seiten der Blastula, Schnitt. Heidenhainsches Hämatoxylin. Leitz, Oc. 1. Obj. 1/12.

Fig. 16—19. Schnitte durch Blastulae mit auf verschiedene Weise einwandernden Zellen. Heidenhainsches Hämatoxylin. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 20. Schnitt durch einen kompakten Embryo, Heidenhainsches Hämatoxylin. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Tafel VIII.

Fig. 21. Hereindringen der Anlage des Enddarmes, Schnitt. F-Safranin mit Nachfärbung nach Blochmann. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 22. Auf Fig. 23 folgendes Stadium; Schnitte, die Bildung des Darmes zeigend, zwei Einstülpungen. Blochmann. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 23. Dasselbe.

Fig. 24. Birnförmiger Embryo nach Blochmann gefärbt; die Ectodermzellen platten sich ab. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 25. Dasselbe, Färbung nach Heidenhain. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 26. Späteres Stadium nach Blochmann. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 27. Noch späteres Stadium, Querschnitt im Bereiche des »Bläschens«. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 28. Noch späteres Stadium, auf welchem die »Speiseröhre« zu sehen ist. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Fig. 29. Hinterer Teil einer Larve, Erweiterung des Darmes mit Ein schlüssen. Leitz, Oc. 1, Obj. 1/12.

Beiträge zur Anatomie und Histologie von Planaria polychroa.

Von

Paul Lang.

(Aus dem biologischen Laboratorium der Universität Bonn.)

Mit 1 Figur im Text und Tafel IX.

Inhaltsangabe.

Einleitung 136. Darm 136. Excretionssystem 139. Nervensystem 140. Neue Sinneszellen 141. Auricularsinnesorgan 143. Augen 144. Ovar 145. Dotterstock 148. Eidottergang 149. »Uterus« 149. Hoden 150. Vasa deferentia 150. Penis 150. Genitalatrium 151. Literatur 153. Figurenerklärung 154.

Experimentelle Untersuchungen an *Planaria polychroa* gaben mir (11) wiederholt Gelegenheit, auch die Anatomie und Histologie dieser Planarienspecies genauer zu studieren. Aus den dabei gemachten Notizen sind die nachfolgenden Mitteilungen entstanden. Man wird demgemäß keine erschöpfende Darstellung finden; nur solche Punkte sind herausgegriffen, die einer Klärung bedürfen oder die noch Lücken in der Kenntnis der Anatomie und Histologie dieser Species aufweisen.

Das untersuchte Material stammt aus dem botanischen Garten zu Bonn. Die Tiere wurden fixiert in Sublimat oder, wenn es sich um histologische Einzelheiten handelte, in FLEMMINGscher Flüssigkeit. Bei Sublimatfixation geschah die Färbung mit Hämalaun-Kongorot, mit alkohol. Hämatoxylin oder mit Eisenhämatoxylin. Die in FLEMMING fixierten Präparate wurden stets mit einem der beiden letzten Reagentien gefärbt. Die Schnittdicke betrug meist 4 oder 5 μ.

Darm. Nach J. JIJIMA (10, S. 390) führt bei *Planaria polychroa* der Pharyngealgang bekanntlich unmittelbar an jener Stelle in den Darm ein, an welcher sich dessen drei Hauptstämme vereinigen. J. UDE

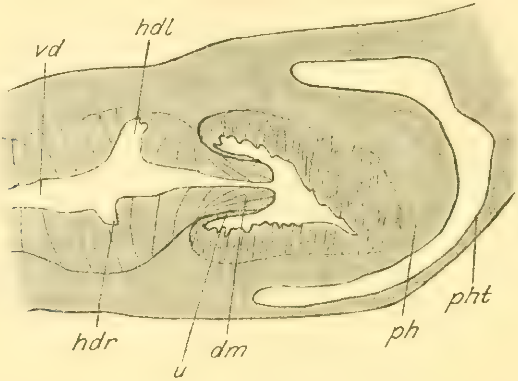
(18, S. 243) stimmt den Angaben Jijimas vollkommen bei und dehnt sie auch auf *Pl. gonocephala* aus. Die meisten andern Autoren, wie z. B. Böhmig (3) und Micoletzky (13), haben nichts dagegen einzuwenden.

Wilhelmi macht nun auf ein andres Verhalten, wenigstens bei marinen Tricladen aufmerksam. Er betont, daß von dem Vereinigungspunkt der drei Darmäste der vordere unpaare Ast sich noch ein Stück weiter nach hinten fortsetzt und erst dann in den Pharynx übergeht. Ähnliches scheint P. Steinmann (15, S. 171) bei *Pl. teratophila* beobachtet zu haben. Er gibt an, daß weder der Hauptpharynx, noch die sekundären Pharynge dem Darm direkt aufsitzen. Die Kommunikation werde durch einen engen Kanal hergestellt.

Horizontalschnitte durch ein gut ausgestrecktes Tier demonstrieren nun leicht, daß auch bei der Süßwassertriclade *Pl. polychroa* dieselbe Anatomie der drei Darmäste sich findet, wie bei den marinen Tricladen. Durch intensivere Färbung hebt sich das Pharynxepithel auch bei schwacher Vergrößerung sofort vom Darmepithel ab. Man sieht daher deutlich, daß der vordere unpaare Hauptdarmast die Einmündungsstelle der beiden hinteren Darmäste caudalwärts noch ein Stück überragt. Der Pharynx mündet also nicht an der Vereinigungsstelle der drei Hauptdarmäste in den Darm ein; vielmehr hängt er direkt überhaupt nur mit dem unpaaren vorderen Ast zusammen. Das Endstück des letzteren, das von der Ansatzstelle des Pharynx bis zur Einmündung der zwei hinteren Darmäste reicht, ist, nach den Bildern Wilhelmis zu schließen, kleiner als bei marinen Tricladen. Es besteht nur aus einigen Zellringen. Sein Lumen ist enger als dasjenige des übrigen Darmes. Außerdem sind die Darmzellen hier niedriger als die typischen Darmzellen und bilden einen steten Übergang zu jenen.

Dieses unpaare Endstück, das zwischen den hinteren Hauptdarmschenkeln liegt, repräsentiert einen vollständigen Darmmund. Das tritt besonders dann deutlich hervor, wenn der Pharynx sich in der Pharynxtasche nach vorn zurückgezogen hat, wie es bei der Fixierung oft geschieht; dann ist das kopfwärts gelegene Anfangsstück des Pharynx in dessen eignes Lumen hinein eingestülpt, ähnlich dem Schlundrohr der Actinien. Infolgedessen ragt dann auch der Anfangsteil des Darmes ein gutes Stück in das Pharynxlumen hinein (siehe Textfigur S. 138). Man sieht in dieser Figur, daß die Ansatzstelle des Pharynx, der im Schnitt nicht in ganzer Länge getroffen ist, sondern seitlich angeschnitten erscheint, von der Einmündung der zwei hinteren Darmäste in den vorderen unparen Darmast noch ein Stück entfernt ist. Im Schnitt ist von den hinteren Darmästen nur das Endstück jederseits getroffen (*hdl* und *hdr*). Bei *u* ist der Pharynx in sein eignes Lumen eingestülpt; das Endstück des vorderen Darmastes streckt sich wie ein Mund in den Pharynx vor.

Während JIJIMA (10) keine Eigenmuskulatur des Darmes erwähnt, die meisten andern Untersucher, so UDE (18, S. 243) sie nicht nachweisen konnten, gibt BÖHMIG (3, S. 408) eine solche an für *Procerodes ohlini*, *Pr. ulvae* und *Sabussowia dioica.* Meine Bilder zeigen eine überaus scharf gezeichnete Membrana propria unmittelbar auf die Epithelzellen folgend, die durchaus homogen erscheint, mit Längsmuskeln also nicht verwechselt werden kann. An diese legen sich dorsoventrale und transversale Körpermuskeln dicht an; diese können leicht mit Ringmuskeln verwechselt werden, die man aber in Querschnitten vergebens sucht.



Horizontalschnitt durch die Gegend, wo der Pharynx in den Darm einmündet. *vd*, vorderer unpaarer Darmast. In diesen münden der rechte (*hdr*) und linke (*hdl*) hintere Darmast ein; beide sind nur in ihrem Anfangsteil angeschnitten. *dm*, Darmmund, das Stück des vorderen unpaaren Darmastes, das die Einmündung der hinteren Äste in den vorderen, nach hinten überragt. Es ist in den Pharynx (*ph*), der am Vorderende nach innen eingestülpt ist, hineingezwängt. Der Pharynx ist nicht in ganzer Länge längs getroffen, sondern hinten schräg angeschnitten. *pht*, Pharynxtasche. ZEISS Obj. A, Oc. 1.

JIJIMA (10, S. 392f.) beschreibt bei *Pl. polychroa* gegen die Basis des Darmepithels eine Menge großer, rundlicher, aufgeblasener Zellen mit deutlicher Wandung. Sie »sind aber sehr arm an fein granuliertem Protoplasma, so daß sie auf Schnitten meistenteils ein ganz klares Aussehen haben«. Sie weisen Nahrungskugeln oder Concretionen auf, die ein Zersetzungsprodukt der letzteren sind. Er hält sie für alte Zustände der nach der Außenfläche des Darmes geschobenen Zellen, die jetzt die aufgenommene Nahrung zu verflüssigen im Begriffe sind. Ich glaube indes, daß wir es hier mit basalen Teilen der Darmepithelzellen zu tun haben, indem es oft vorkommen mag, daß diese Zellen auf Schnitten schräg getroffen werden; deshalb findet man sie auch »nicht beständig«. Sie enthalten Vacuolen mit oder ohne Nahrungsinhalt; daher oft das »ganz klare Aussehen« auf Schnitten.

Excretionssystem. Was zunächst den histologischen Bau der Hauptstämme betrifft, so sollen diese sich nach JIJIMA (10, S. 397) aus durchbohrten Zellen zusammensetzen. »Die feinkörnige Wand ist von wechselnder Dicke und enthält deutliche Kerne, welche aber nicht häufig sind. Auf Querschnitten sieht man niemals zwei Kerne, sondern immer nur einen.«

Gegenüber dieser Angabe muß ich nun aber auf meine Fig. 1, Taf. IX, verweisen. Hier sind Querschnitte durch Hauptstämme des Excretionssystems dargestellt. Man sieht sehr deutlich, daß an den gezeichneten Stellen die Kerne sich ganz genau gegenüberliegen, da sie in einem Schnitt durch die Mitte getroffen sind. In Fig. 2 ist ein Längsschnitt durch ein Excretionsgefäß dargestellt. Auch hier liegen die Kerne einander gegenüber. Zellgrenzen kann man nirgends erkennen. Aber auf Grund der Lage der Kerne meine ich für ein intercellulares Lumen eintreten zu sollen.

BÖHMIG (3, S. 441) stimmt bei Seeplanarien mehr für ein intracellulares Lumen. »Zellgrenzen waren niemals erkennbar, es ist daher schwierig zu sagen, ob das Lumen inter- oder intracellular ist, die Lage der Kerne scheint mir im allgemeinen mehr auf die letztere Möglichkeit hinzudeuten« (S. 441f.).

Eine umfassende Untersuchung haben wir für Süßwassertricladen von WILHELMI (19). Merkwürdigerweise fand auch er wie BÖHMIG, entgegen unsern Beobachtungen (Fig. 1 u. 2), daß man niemals zwei Kerne in einem Schnitt finde, wenn man die Kanäle senkrecht durchschneide. MICOLETZKY (13, S. 407) fand dagegen wieder zwei einander gegenüber gelegene Kerne bei *Pl. alpina*. Ebenso UDE (18, S. 329) bei *Dendrocoelum punctatum*.

Über die Verbreitung der Excretionsgefäße herrschen gleichfalls noch Meinungsverschiedenheiten. Jedenfalls muß ich MICOLETZKY (13, S. 407) beistimmen, wenn er *Pl. polychroa* »außer den vier dorsalen noch vier ventrale Kanäle« zuschreibt.

CHICHKOFF (5) hat im Pharynx ein ausgedehntes Netz von Excretionsgefäßen beschrieben. WILHELMI (19) und MICOLETZKY (13) bestreiten das Vorkommen von Excretionskanälen im Pharynx. Mrázek (14) nimmt Chichkoff, Wilhelmi gegenüber, in Schutz, der eine Untersuchung der Excretionskanäle mit der Schnittmethode fordert, während Chichkoff nur lebendes Material studiert hatte. Auch Mrázek will bei *Pl. vitta* Dug. am lebenden Tier mächtige Gefäße im Pharynx gesehen haben. Ebenso fand er bei *Pl. torva*, *Pl. polychroa*, *Pl. gonocephala*, *Dendrocoelum lacteum* und *Polycelis nigra* »leicht ein reiches Excretionssystem im Pharynx«.

Da auch ich in sehr zahlreichen Schnitten durch den Pharynx niemals Excretionsgefäße gesehen hatte, während ich sie im übrigen Körper mit Leichtigkeit in denselben Schnitten auffand, wandte ich die Methode Mrázeks nach seiner eignen Angabe an, um mich auch auf diese Weise zu vergewissern, indem ich den isolierten Pharynx in physiologischer Kochsalzlösung untersuchte. Aber auch dann konnte ich nichts von Excretionsgefäßen entdecken. Dagegen kann es leicht geschehen, daß die vielen Drüsenausführgänge sowie die Muskel des Pharynx am lebenden Präparat mit Excretionsgefäßen verwechselt werden. Weshalb man übrigens auf Schnitten gerade im Pharynx diese Kanäle übersehen sollte, ist nicht verständlich.

Nervensystem. Das Nervensystem von *Planaria polychroa* ist von Jijima (10) und später von Micoletzky (13) im Anschluß an Untersuchungen an *Pl. alpina* studiert worden. Micoletzkys Angaben über das Gehirn von *Pl. polychroa* kann ich nur bestätigen; insbesondere fand ich die drei Gehirncommissuren und die Faserkreuzungen.

Auf einen Punkt der Anatomie des peripheren Nervensystems muß ich noch eingehen. Jijima (10, S. 428) gibt für *Dendrocoelum lacteum* an, daß von den Längsnervenstämmen auch feine Nerven dorsalwärts steigen, die er bis in die Septen verfolgen konnte. Und zwar fand er sie nur im mittleren Teil des Körpers, und auch da nur selten. Ob auch bei *Pl. polychroa* solche dorsale Nerven vorhanden sind, blieb ihm zweifelhaft. Böhmig (3, S. 425f.) beschreibt für Seetricladen dorsale und ventrale Nerven, die, vielleicht mit Ausnahme der hintersten Körperpartien, den Längsstämmen entspringen. Die dorsalen Nerven steigen fast senkrecht zur Rückenfläche empor und verbinden sich mit den dorsalen Längsnerven, die ventralen dringen in den Hautmuskelschlauch ein«. Graff (6, S. 120f.) fand diese dorsalen und ventralen Nerven bei den Landplanarien. Für Süßwassertricladen beschreibt noch Micoletzky (13, S. 401ff.) die erwähnten dorsalen wie ventralen Nerven bei *Pl. alpina*, während er für *Pl. poly-*

chroa angibt, daß sich Dorsalnerven »bei dieser so veränderten Form nur sehr schwer und dann auch nicht immer sicher und regelmäßig nachweisen« lassen.

Ich habe nun bei *Pl. polychroa* deutliche Dorsalnerven gesehen und zwar nicht nur in der Gegend des Gehirns, sondern auch weiter hinten. Allerdings werden sie in der hinteren Körperhälfte seltener. In der vorderen Hälfte sind sie dagegen sehr deutlich, besonderes auf Sagittalschnitten, zu sehen. Es sind ziemlich ansehnliche Nerven, die senkrecht von den Längsstämmen aufsteigen, zwischen den Darmästen verlaufen und sehr deutlich bis dicht unter das Epithel verfolgt werden können. Dort gehen sie in den subepithelialen Nervenplexus über, wo sie sich nach allen Seiten ausbreiten.

Neue Sinneszellen. Im Epithel von *Pl. polychroa* fand ich außer den Sinneszellen der Auriculargegend noch merkwürdige Zellen, die allen bisherigen Untersuchern entgangen zu sein scheinen. Ich halte sie für besondere Sinneszellen. Die fraglichen Zellen stehen meist vereinzelt im normalen Epithel, entweder nur eine oder zwei bis drei, die von typischen Epithelzellen umgeben sind. Mitunter findet man aber auch ganze Reihen solcher Zellen, die dann in der Richtung einer geraden Linie verlaufen und nur eine Zelle breit sind.

Die Zellen haben folgende Beschaffenheit (Fig. 3, 4 u. 5): Sie sind stets größer als die normalen Epithelzellen. Auch ihr Kern ist größer; im übrigen zeigt aber der Kern im allgemeinen keine Absonderheiten, abgesehen von gelegentlichen Formänderungen, auf die ich später zu sprechen komme. Was an den Zellen besonders auffällt, sind die eigentümlichen Fortsätze, die von ihnen ausstrahlen. Gewöhnliche Cilien fehlen diesen Zellen. Ihre Stelle wird eingenommen von stäbchen- oder besser flammenförmigen Gebilden, die viel größer sind als die Cilien des Epithels. Sie haben im Durchschnitt die Größe der Zellen selbst, manchmal sind sie noch länger, manchmal kürzer. In den Präparaten findet man einige gelegentlich oben abgestutzt; sie sind offenbar abgebrochen (Fig. 3). Im allgemeinen dagegen laufen die Gebilde nach oben spitz zu. Manchmal verjüngen sie sich auch an der Basis ein wenig, so daß sie in der Mitte ihre größte Dicke erreichen (Fig. 5). Bei starker Vergrößerung und geeigneter Färbung kann man erkennen, daß sie die ganze Zelle durchsetzen, ja auch die Basalmembran durchbrechen. Dabei werden sie auch nach unten zu immer spitzer und laufen im subepithelialen Gewebe in feine Fäserchen aus, deren Schicksal nicht genau weiter zu verfolgen ist; doch scheinen sie sich dem subepithelialen

Nervenplexus beizumischen (Fig. 4 u. 3), der sich an diesen Stellen unter dem Epithel her erstreckt. Rhabditen fehlen den Zellen. Über den Verlauf dieser Stäbchen in der Zelle muß noch bemerkt werden, daß sie nach der Basis der Zelle zu mehr oder weniger konvergieren (Fig. 4, 3). Auch stehen die herausragenden Teile meist nicht senkrecht auf der Zelle, sondern wenden sich mit ihren Spitzen nach allen Seiten. Oft sah ich die Stäbchen aus einem relativ kleinen Teile der Zelloberfläche entspringen und dann nach allen Seiten divergieren, wie z. B. in Fig. 5 über der rechten Zelle zu sehen ist.

Bei einigen Zellen kommt zu diesen charakteristischen Stäbchen noch ein andres Merkmal hinzu. In der Zelle, Fig. 4, die mitten in einer größeren Reihe der beschriebenen Zellen lag, findet sich über dem Kern eine Höhle, deren Höhe ungefähr die halbe Zellhöhe erreicht und die fast doppelt so lang wie hoch ist. Durch diesen Hohlraum ist der Kern stark abgeplattet. In der Höhle liegt ein homogener Körper, der sie zum großen Teil ausfüllt. Daß dies Gebilde kein Rhabdit sein kann, bemerkt man ohne weiteres beim Vergleich mit den intensiv gefärbten Rhabditen der Nachbarzellen. Auch die Lage, parallel der Oberfläche der Zelle, kann man bei Rhabditen niemals beobachten. Ferner schließt die große Lücke zwischen der Höhlenwand und dem Inhalt eine solche Deutung aus, da es sich um ein mit FLEMMINGscher Flüssigkeit sehr gut konserviertes Tier handelt; das Präparat war schwach mit alkoholischem Hämatoxylin gefärbt.

Ein andermal fand ich in zwei Zellen, die zwischen normalen Epithelzellen allein standen, ähnliche Gebilde. Sie sind in Fig. 5 dargestellt. In der linken Zelle dieser Figur sieht man die Höhle mit ihrem Inhalt an drei Stellen angeschnitten; sie liegt gekrümmt in der Zelle. Auch hier ist der Kern ein wenig abgeplattet. In diesem Präparat war auch deutlich zu sehen, daß die Höhlen vom Zellplasma gebildet sind, also keine besondere Membran besitzen. In der rechten Zelle ist das Gebilde kleiner und nicht abgeplattet. Auch in diesen Zellen konnte man sie von Rhabditen mit Sicherheit unterscheiden. Einige Stäbchen sind in diesem Präparat oben geknöpft; doch scheint das kein wesentliches Merkmal zu sein.

Die beschriebenen Zellen scheinen keine bestimmte, für alle Tiere geltende Lage zu haben; allerdings habe ich ihre Verbreitung noch nicht systematisch studiert. Bei einem Tier fand ich nahe am Vorderende auf der ventralen Seite nicht weit hinter der Drüsenkante, die ventral quer zur Längsrichtung des Tieres verläuft, eine etwa 60 μ lange, gerade Reihe solcher Zellen. Dicht an der Drüsenkante beginnend, verlief die Reihe ein wenig mit dieser divergierend quer zum Körper.

Sonst fand ich diese Zellen stets nur vereinzelt im Epithel, z. B. in der Nähe des Hinterendes über den Copulationsorganen auf dem Rücken; ferner in der Gegend über dem Mund auf der dorsalen Seite, dann vor und hinter dem Ovar auf dem Rücken. Über ihre genauere Verbreitung kann ich einstweilen noch keine Angaben machen.

In der Literatur sind die beschriebenen Zellen bisher nicht erwähnt worden. Böhmig (3, S. 378ff.) hat bei *Procerodes ulvae* und *Plamaria gonocephala* Sinneszellen beschrieben, die mit den erwähnten einige Ähnlichkeit haben. Sie liegen in mehr oder weniger tiefen Hautgrübchen oder ragen hügelartig über die Haut empor, während die von uns beschriebenen Zellen stets mit den normalen Epithelzellen in einer Ebene liegen. Auch Böhmig hat die Anordnung der Zellen noch nicht genau verfolgt. Bei *Pl. gonocephala* bilden sie »jederseits einen, durch ziemlich ansehnliche Intervalle unterbrochenen Längsstreifen nahe dem Körperrande, dann treten sie noch einzeln in den mittleren Partien, wie mir scheint, ohne bestimmte Anordnung auf« (S. 379). Ferner beschrieb er sie von der dorsalen Fläche der Aurikeln von *Pl. gonocephala* (2, S. 488). Doch stimmt ihre Histologie nicht in allen Punkten mit derjenigen der oben beschriebenen Zellen überein; immerhin scheint es sich hier um analoge Zellen zu handeln. Möglicherweise gehören sogar die Zellen, die Stevens (16) bei *Pl. simplicissima* als neue ectodermale Drüsenzellen beschreibt, in dieselbe Kategorie.

Auricularsinnesorgan. Über Vorkommen und Lage des Auricularsinnesorgans bei *Pl. polychroa* habe ich (12) an andrer Stelle berichtet. Hier folgt die histologische Untersuchung der betreffenden Zellen. Die Auricularsinneszellen sind ein wenig kürzer als die gewöhnlichen Epithelzellen; und da auch die ihnen benachbarten Zellen nicht ganz so hoch sind wie die normalen Zellen, so kommt eine ganz niedrige, flache Vertiefung zustande (Fig. 6). Diese Zellen sind zunächst dadurch ausgezeichnet, daß ihnen die Rhabditen fehlen. Ebenso fehlen unter ihnen im Parenchym die Rhabditenbildungszellen. Das Körperpigment fehlt unter diesen Streifen entweder ganz oder ist doch sehr schwach ausgebildet. Da ferner Nervenfasern vom Gehirn an das Organ herantreten, entbehrt der unter ihm liegende Bezirk der Kerne. Die Grube liegt dicht am Umbiegungsrande auf der dorsalen Seite. Sie ist sehr schmal, da sie auf Querschnitten nur etwa drei Sinneszellen nebeneinander aufweist. Die Zellen zeichnen sich übrigens wenig vor typischen Epithelzellen aus. Gleich diesen tragen auch sie Cilien von derselben Größe. Diese Cilien aber enden nicht mit Basalkörperchen an der Oberfläche der Zelle, sondern stehen in direktem Zusammenhang mit feinen Plasmafibrillen, womit die Zellen ganz durchsetzt sind (Fig. 6). Dadurch sehen die Sinneszellen feingestreift aus. Diese Plasmafibrillen sind nichts andres als Neurofibrillen, da sie ihrerseits wieder unmittelbar in die Nervenfasern übergehen, die vom Gehirn an das Organ herantreten. Den Zusammenhang dieser drei Elemente sah ich besonders deutlich in Präparaten, die in Eisenhämatoxylin gefärbt waren. An konservierten *Pl. polychroa* hat Böhmig (22) 1909 die Aurikularorgane gesehen, konnte sie aber systematisch nicht verwerten.

Augen. Carrière (4) hat die erste ausführliche Darstellung der Augen von *Pl. polychroa* gegeben. Dann sind sie von Jänichen (9) und Hesse (7) gleichzeitig untersucht worden. Diese beiden Untersucher stimmen in einem Punkte nicht überein. Jänichen (S. 265) kommt zu dem Schlusse, daß eine vordere Augenmembran auf der Grenze der Öffnung des Pigmentbechers und der davor nach außen liegenden nervösen Masse bestimmt vorhanden ist. »Diese sehr dünne Membran scheint hervorgegangen zu sein entweder aus ursprünglich dort gelegenen Pigmentzellen, deren Pigment sich aber auf die benachbarten Zellen des Randes des Pigmentbechers verteilt hat, so daß hier sozusagen nur noch die Zellmembranen vorhanden sind, oder aber sie ist entstanden aus langen, ineinander übergehenden Ausläufern der Randzellen des Pigmentbechers.« Hesse (7, S. 577) dagegen leugnet die vordere Augenmembran. »Was die 'vordere Augenmembran' betrifft, so ist zweifellos häufig eine scharfe Grenze vor der Öffnung des Pigmentbechers zu bemerken, in andern Fällen jedoch nicht; mir scheint es, daß am Becherrand die Pigmentzellen sich zu einem feinen Häutchen ausziehen, das bis dicht an die Stiele der Sehkolben reicht; eine wirkliche, durchbohrte Membran vermag ich nicht anzunehmen.«

Dieser Frage versuchte ich mittels der Regenerationsmethode beizukommen. In der Tat sieht man auf jungen Stadien der Augenentwicklung, von etwa 5—10 Tagen, die Entstehung der vorderen Augenmembran recht gut. Wie Carrière (4) bei *Pl. polychroa* und Jänichen (9) bei *Pl. gonocephala* ermittelt haben, beginnt die erste Entstehung der regenerierenden Augen mit dem Auftreten einiger Pigmentzellen. Verfolgt man nun die Entwicklung dieses Haufens junger Zellen genauer, so findet man, daß in ihrer Mitte eine Höhle entsteht, indem sie etwas auseinanderweichen. An der Stelle, wo die Öffnung des Pigmentbechers entstehen soll, ziehen sich dann die Zellen auseinander, so daß dort schließlich nur ein feines Häutchen mehr übrig bleibt. Dadurch wird es denn auch leicht verständlich, daß man auch in erwachsenen Augen oft in der vorderen Augenmembran noch hier und da zerstreute Pigmentkörnchen findet.

Auch in ausgewachsenen Augen sah ich bei guter Konservierung stets die vordere Augenmembran, und zwar bei Sublimatfixation sowohl wie bei Anwendung von FLEMMINGscher Flüssigkeit.

Ovar. Das Ovar ist umhüllt von Zellen, die Fortsätze zwischen die Eier hineinsenden. Diese Fortsätze hängen zusammen mit den Zellen, die zwischen den Eiern liegen und eine Art Gerüstwerk bilden. Im Ovar finden sich öfters ein oder mehrere Hohlräume, auch bei gut konservierten Exemplaren.

Gelegentlich fand ich bei einem Tier das merkwürdige Auftreten von drei Ovarien. Das betreffende Exemplar war ganz normal und wurde 3 Wochen lang gut gefüttert. Es war nicht operiert worden, da an ihm die normale Entwicklung der Nebenaugen studiert werden sollte. Dieses Tier zeigt rechts zwei Ovare, während sich links nur eines findet. Nur dieses eine Mal fand ich ein doppeltes Ovar. Das überzählige Ovar liegt dicht vor dem normalen Ovar, in derselben Höhe wie dieses, von der dorsalen Fläche des Körpers gerechnet. Das normale Ovar hat dieselbe Größe wie das linksseitige Ovar und liegt mit ihm in denselben Querschnitten, also in gleicher Höhe. Das überzählige Ovar beginnt seitlich in gleicher Entfernung vom Epithel wie das normale Ovar. Geht man von der Seite aus in Sagittalschnitten an die Ovare heran, so liegt der Anfang des überzähligen Ovars in demselben Sagittalschnitt, wie der Übergang des Eidotterganges (der Endabschnitt des Oviducttrichters) in das normale Ovar. Von da an erstrecken sich beide Ovare medianwärts. Bald erreicht das überzählige Ovar die Größe des normalen, ja übertrifft sie noch um ein beträchtliches. Es ist also in der Longitudinalrichtung des Körpers größer als das normale Ovar. Da es nun aber, ebenso wie das normale Ovar kugelförmig ist, so reicht es auch weiter medianwärts an den Darm heran. Sein Durchmesser ist etwa 50 μ größer als der des normalen Ovars. Obwohl es ganz dicht dem normalen Ovar anliegt, ist es doch überall deutlich von ihm abgegrenzt. Diese Abgrenzung läßt sich um so besser feststellen, als es, wie auch das normale Ovar, mit einer dünnen Zellenhülle umgeben ist.

Interessant ist nun das Verhalten des Endabschnittes des Eidotterganges. Der Eidottergang zeigt auf der rechten wie auf der linken

Seite einen ganz normalen Verlauf bis zu der Stelle, wo er an das Ovar herankommt. Dort erweitert er sich normalerweise zum Trichter (Tuba), läuft aber nicht, wie gewöhnlich, von der lateralen und ventralen Seite und von hinten in das normale Ovar ein, sondern läuft ein Stück Wegs lateral an dem normalen Ovar vorbei, bis er in eine Höhe gelangt ist, die der Grenze beider Ovare entspricht. An dieser Stelle erweitert sich die Tuba noch stärker und öffnet sich an zwei medianwärts gelegenen Stellen. Die eine Öffnung schaut median und ventral nach rückwärts und mündet in das normale Ovar, die andre geht median und ventral nach vorn und mündet in das überzählige Ovar. Der betreffende Sagittalschnitt ist in Fig. 7 dargestellt. Man sieht in derselben die beiden Ovare seitlich angeschnitten; ebenso den Eidottergang (*ed*). Sein Lumen ist nur an einer kleinen Stelle getroffen; deutlich erkennt man seinen Übergang in die beiden Ovare.

Auf den ersten Blick könnte man diese Erscheinung in Zusammenhang bringen mit den Parovarien, wie sie seit Jijima bei mehreren Tricladen bekannt geworden sind.

Jijima (10, S. 412f.) beschreibt bei *Polycelis tenuis* ein Paar rundlicher Körper, die vor den eigentlichen Ovarien liegen. Sie stellen eine solide, kolbenförmige Masse am vorderen Ende der Oviducte dar und sind gewöhnlich kleiner als die wahren Ovarien, aber von derselben Beschaffenheit wie diese im Jugendzustande. »In einigen Fällen fand ich sie auch nach innen gebogen, wie die Ovarien bei *Dendrocoelum lacteum* oder *Pl. polychroa*. Ihre Lage am Ende des Oviducts scheint mir anzudeuten, daß sie den Ovarien der zwei letztgenannten Arten morphologisch eher entsprechen, als die in Tätigkeit befindlichen. Ein dem letzteren homologes Organ würde dann den beiden anderen Arten fehlen. Ob dem wirklich so ist, muß ich freilich vor der Hand dahingestellt sein lassen.«

Man könnte nun in vorliegendem Falle eine Stütze gerade der letzten Ansicht Jijimas finden. Dann wäre der von uns als überzähliges Ovar bezeichnete Keimstock (*üO*) bei *Pl. polychroa* als das normale Ovar anzusehen, wäre also dem Parovarium von *Polycelis* im Sinne Jijimas homolog. Dagegen würde der als normales Ovar oben bezeichnete Keimstock (Fig. 7 *no*) tatsächlich nicht das normale Ovar darstellen, sondern dasjenige Ovar, welches dem normalen Ovar von *Polycelis* morphologisch entspricht und gewöhnlich bei *Pl. polychroa* fehlt.

Indessen muß ich doch bei genauer Prüfung dieser Verhältnisse sagen, daß mir diese Deutung zugunsten Jijimas mindestens sehr unwahrscheinlich ist. Ich muß mich vielmehr trotz des Doppelovars bei *Pl. polychroa* in der Parovariumfrage der Auffassung von WOODWORTH und BERGENDAL anschließen. WOODWORTH (21) beschreibt bei *Phagocata gracilis* Parovarien, die die eigentlichen Ovarien von drei Seiten dicht umhüllen. Er versucht nachzuweisen, daß aus ihnen die Dotterstöcke entstünden. Eingehend ist die Frage dann von BERGENDAL (1) behandelt worden. BERGENDAL untersuchte die Parovarien von *Polycelis nigra* Ehrbg. genauer. Sie haben wechselnde Form und große Tendenz zur Verzweigung, was sie eher dem Dotterstock als dem Ovar ähnlich macht. Auch verlängert sich der Eidottergang nicht einfach in das Parovar, wie JIJIMA beschrieben hat, sondern er geht nur in das Ovar über, während das Parovarium mit einem kurzen Gang an ihm ansitzt. Alle Zellen des Parovariums scheinen gleichartig zu sein, während man im Ovar schon bei jungen Tieren eine Verschiedenheit sieht. BERGENDAL zeigt, daß die Parovarien jedenfalls nicht im Sinne JIJIMAS als verkümmerte Ovarien aufzufassen sind. »Zweifellos gehören sie dem Typus der Dotterstöcke an, ob sie aber, wie die Parovarien der *Phagocata,* die ursprünglichen Dotterstöcke darstellen, aus denen sich die andern entwickeln, darüber mögen vollständigere Untersuchungen noch jüngerer Stadien endgültig entscheiden.« Auch bei *Pl. torva* fand BERGENDAL Parovariumlappen und konnte zeigen, daß sie weder mit dem Ovarium, noch mit dem Darm (ARNOLD LANG) in irgendeinem Zusammenhang stehen. Sie weisen auch keine Eier oder Entwicklungsstadien von solchen auf, nähern sich dagegen in ihrer histologischen Beschaffenheit den Dotterstocklappen, sind jedenfalls drüsiger Natur.

MICOLETZKY (13, S. 415) hat bei *Pl. alpina* etwas ähnliches beobachtet. Er bemerkte bei einigen Exemplaren Zellhaufen, die in ihrem Bau etwas an die Keimstöcke erinnerten. Im allgemeinen zeigen deren Zellen eine gewisse Ähnlichkeit mit jüngeren Keim- und Dotterzellen. »Was diese Zellhaufen für eine Bedeutung haben, vermag ich nicht zu sagen. Der Gedanke liegt nahe, daß es sich hier um die am weitesten nach vorn gelegenen Dotterstöcke handeln möchte, doch habe ich niemals irgendwelche Veränderungen, z. B. das Auftreten von Dotterkörnchen in ihnen gesehen. Eine Verbindung mit den Oviducten wurde niemals beobachtet.«

Daß nun der von mir beobachtete Fall eines doppelten Ovariums bei *Pl. polychroa* keine Stütze für die Ansicht JIJIMAS ist, dafür möchte ich noch Folgendes anführen. Auf Grund seiner Lage zum Eidottergang muß man das von uns als normales Ovar bezeichnete Organ wirklich für das bei *Pl. polychroa* normal vorkommende Ovar halten; denn es liegt ganz wie in normalen Fällen medianwärts von dem Ende des Eidotterganges, derart, daß der Eidottergang es nicht überragt. Dieses Lageverhältnis tritt deshalb in der Fig. 7 nicht hervor, weil dort das normale Ovar nur eben angeschnitten ist, und weil sich der Eidottergang nach vorn noch etwas erweitert, dort, wo er an das überzählige Ovar herantritt. Ferner ist darauf hinzuweisen, daß das normale Ovar in gleicher Höhe mit dem Ovar der linken Seite liegt, das also das überzählige Ovar diese Höhe übersteigt. Dieses überzählige Ovar entspricht demnach nicht der Forderung JIJIMAS, dem Hauptovar von *Polycelis* homolog zu sein; dann müßte es ja hinter dem von uns als normales Ovar bezeichneten Organe liegen.

Unser überzähliges Ovar hat aber anderseits auch nichts zu tun mit dem Dotterstock; denn wie schon unsre Fig. 7 zeigt, die das Organ doch nur seitlich trifft, unterscheidet es sich deutlich von dem Dotterstock (*do*) und gleicht durchaus dem normalen Ovar. Eine große Eizelle ist in dem gezeichneten Schnitt getroffen. In Schnitten, die mehr durch die Mitte des Organs gehen, finden sich solcher Zellen noch viele. In diesem Falle besitzt also ein ausgewachsenes Tier zweifellos auf der rechten Seite zwei typische, normal funktionierende, mit dem Eidottergang in Verbindung stehende Ovare.

Daß übrigens auch sonst gelegentlich Unregelmäßigkeiten vorkommen, mag uns ein Fall illustrieren, wo das Ovar nicht die gewöhnliche Kugelform besitzt. Im vorliegenden Falle ist das Ovar länglich, von vorn nach hinten etwas gestreckt. Außerdem teilt es sich nach vorn zu von seiner Mitte aus in zwei Hälften, die dann bis zum Ende ganz von einandergetrennt verlaufen. Zwischen ihnen sieht man Muskeln usw. durchlaufen (Fig. 8). Beide Hälften enthalten noch alle Entwicklungsstadien der Eier. Die Entstehung dieses Gebildes kann man sich so vorstellen, daß ein starkes Muskelbündel das sich entwickelnde Ovar zwang, an beiden Seiten vorbeizuwachsen.

Dotterstock. In normalen Tieren finden sich oft Umwandlungen der sogenannten »Stammzellen«, die man besser »Übergangszellen« nennen könnte (siehe P. LANG [11], S. 392ff.), in Dotterzellen. Während der Umwandlung sind die Zellen klein; ebenso die Kerne. Das Plasma ist dunkler gefärbt als das der Dotterzellen. Es lichtet sich allmählich, wird lockerer; dadurch wird die Zelle größer. Dann treten Dotterkugeln in ihr auf. Auch der Kern wird lichter; die Klumpenform, die der Kern der »Übergangszelle« während der Umwandlung aufwies, schwindet, ein Kernkörperchen tritt auf. Ähnliches hat Stoppenbrink (17, S. 516f.) bereits für *Pl. gonocephala* beschrieben.

Was den Bau der Dotterzellen anbetrifft, so ist er von Stoppenbrink so gut erkannt, daß seiner Darstellung auch für *Pl. polychroa* nichts hinzuzufügen ist, als daß die Dotterkugeln viel zahlreicher in einer Zelle enthalten sind, als in seinen für *Pl. gonocephala* geltenden Bildern. Stoppenbrink macht aber darauf aufmerksam, daß deren Zahl auch für *Pl. gonocephala* und *Dendr. lacteum* verschieden sei. Daß in den Dotterzellen außer Dotterkörnern auch Fetttropfen vorhanden sind, konnte ich auch für meine Form durch Osmium leicht nachweisen, ist aber auch bei andrer Fixierung gut zu sehen. Meist sah ich in den Dotterzellen ein großes Kernkörperchen.

Eidottergang. Während Jijima (10, S. 414) nur bei *D. lacteum* Cilien im Oviduct nachweisen konnte, habe ich auch bei *Pl. polychroa* stets sicher Cilien gesehen. Die Epithelplatten, die, wie Stoppenbrink (17, S. 518) zeigte, keine Kerne enthalten, zeigen deutlich eine senkrechte Streifung. Mit Stoppenbrink finden wir überall eine überaus zarte innere Ring- und äußere Längsmuskulatur. An den Dotterresorptionsstellen konnte ich im Gegensatz zu Ude (18, S. 266) eine Knickung des Eileiters gewahren, oft sehr deutlich, oft nur angedeutet. Bezüglich der Verschlußzellen teile ich die Ansicht Stoppenbrinks; es sind mehrere große und kleinere Zellen; die großen mit wenigen, aber bedeutenden Vacuolen, die kleineren oft dunkler gefärbt, mit körnigem Inhalt. Ob sie chemotaktisch wirken oder den Dotter resorbieren, ist noch nicht entschieden worden. Würde aber letzteres geschehen, so dürften doch im Oviduct usw. keine Dotterzellen mehr gefunden werden. Vielleicht läßt sich an Regeneraten die Entstehung dieser Zellen studieren.

Die Tuba halte ich für ein Receptaculum seminis. Sie ist sehr oft mit Sperma gefüllt. Die Spermien liegen alle mit den Köpfen nach den Ovarien gerichtet. Sie bohren sich zum Teil zwischen die Zellen der Tuba ein, gelangen aber nie in das Ovar hinein. Die Tuba besitzt eine Ringmuskulatur. Von einer besonderen »Verschlußplatte« (Böhmig) habe ich nichts gesehen.

»Uterus«. Im »Uterus« habe ich deutlich Spermien nachweisen können. Ich muß daher mit Micoletzky (13, S. 426) gegen Stoppenbrink (17, S. 524) und andre das Organ für ein Receptaculum seminis halten. Oft findet man sowohl im »Uterus« wie in der Tuba Samenfäden. Meist sind dann im »Uterus« nur sehr wenige zu finden, während die Tuba ganz gefüllt ist. Das kann man so erklären, daß bei Bedarf, d. h. kurz vor dem Austritt der Eier aus dem Ovar, der »Uterus« mittels seiner Muscularis den Samen in das Genitalantrum entleert hat, von wo er dann in die Tuba hinaufsteigt. Dabei mögen einige Spermien im »Uterus« zurückbleiben.

Der »Uterus« besitzt eine feine Muscularis. Der Uterusgang weist eine starke Muskulatur auf und zwar Längs- und Ringmuskeln, die nicht regelmäßig angeordnet sind. Vielmehr liegen die Ringmuskeln zwischen und um die etwa sechs Lagen bildenden Längsmuskeln zahlreich eingestreut. Stets sind die äußersten und innersten Muskeln Längsmuskeln. Radiärmuskeln, die JIJIMA erwähnt, sind nicht vorhanden. Die Längsmuskeln biegen beim Eintritt des Ganges in das Antrum um und dienen als Längsmuskeln des Genitalantrums.

Im Uterusgang sah ich gelegentlich zwischen den Cilien feine, mit Eisenhämatoxylin schwarz gefärbte Körnchen liegen, von der Beschaffenheit wie die Secretkörnchen des »Uterus«. Es handelt sich wohl um Secretkörnchen, die aus dem Uterus ausgeführt werden, um bei der Kokonbildung, die im Genitalantrum stattfindet, Verwendung zu finden. Der im »Uterus« produzierte Schleim hat natürlich die Aufgabe, die Spermien einzuhüllen usw.

Hoden. Die Hoden sind von einer zelligen Membran umkleidet, deren Zellen mit platten Kernen sich direkt in die Vasa efferentia fortsetzen.

Vasa deferentia. JIJIMA (10, S. 405) leugnet eine Muskulatur der Samenleiter. Ich konnte eine solche für den hinteren Abschnitt feststellen, während sie im vorderen Abschnitt fehlt; hinten ist sie sehr deutlich.

Penis. JIJIMA (10, S. 408f.) gibt eine vorzügliche Darstellung des Penis von *Pl. polychroa*. Trotzdem sind seine histologischen Angaben zum Teil lückenhaft, zum Teil unrichtig. So hat er z. B. nicht erkannt, daß auch der Penis außen, gerade wie es vom Pharynx bekannt ist, eingesenktes Epithel besitzt. Ich gebe daher hier die Reihenfolge der histologischen Elemente des Penis von *Pl. polychroa*, von außen nach innen gerechnet.

1) Außenschicht: Eingesenktes Epithel über dem ganzen Penis, ähnlich wie beim Pharynx; wir treffen also zunächst nur die kernlosen

Zellplatten. Darauf folgt eine dichte Ringmuskellage, dann eine schwache Längsmuskelschicht. Dann erst folgen die Kerne der Epithelzellenplatte. Wir haben also hier genau die nämlichen Verhältnisse wie beim Pharynx. In dieser Epithelkernschicht finden sich auch Myoblasten.

Es war zu erwarten, daß bei der Regeneration sich das eingesenkte Epithel des Penis ebenso verhalten würde wie bei der Regeneration des Pharynx. Wie dort Jander (8) mittels der Regeneration Aufschluß über die Entstehung des eingesenkten Epithels erhielt, so habe ich auch die Entstehung des Penisepithels experimentell studiert. Läßt man ein Tier nach hinten regenerieren, das in der Gegend des Mundes durchschnitten war, so regenerieren in dem neuen Gewebe sehr schnell die Copulationsorgane. Es entsteht im Gewebe ein Spalt durch Auseinanderrücken der Zellen. In diesen Spalt wächst von vorn her ein Zapfen, der künftige Penis, hinein. Dieser Zapfen hat anfangs ein einfaches, kubisches Epithel mit Kernen in ganz normaler Weise. Ein derartiges Stadium ist in Fig. 9 dargestellt. *P* ist das genannte Epithel des Penis; bei *u* ist die Stelle, wo dieses Epithel in das Epithel der Pharynxscheide umbiegt. Das Regenerat ist 5 Tage alt. Man sieht deutlich die Kerne im Epithel. Später wandern diese Kerne in die Tiefe, in genau derselben Weise, wie es für den Pharynx bekannt ist. Ein näheres Eingehen auf diesen Vorgang kann ich mir daher ersparen und zur Darstellung der zweiten Schicht übergehen.

2) Mittelschicht: Sie besteht hauptsächlich aus Bindegewebe und, in dieses eingelagert, aus vielen Ringmuskeln, die durch den ganzen Penis zerstreut sind. Sie hängen kontinuierlich mit der Ringmuskellage der Außenschicht zusammen. Radiärmuskeln sind spärlicher als Ringmuskeln vorhanden. Ferner beobachtete ich schräg von außen nach innen durch den Penis verlaufende Muskeln. Endlich finden sich in dieser Schicht noch Drüsengänge.

3) Innenschicht: Hier haben wir Myoblasten, eine dünne Längs- und Ringmuskellage und als Abschluß ein typisches kubisches Epithel mit Kernen.

Genitalatrium. Das Genitalatrium zerfällt in einen vorderen und einen hinteren Teil, die durch eine Ringfalte voneinander getrennt sind. Letzteres ist Ijima (10, S. 402) gegenüber zu betonen, der ausdrücklich hervorhebt, bei *Pl. polychroa* sei das Antrum einfach, während es bei *Dendrocoelum lacteum* und *Polycelis tenuis* durch eine Einfaltung seiner Wand in zwei Kammern geteilt wäre. Diese beiden

Kammern kann man aber auch bei *Pl. polychroa* sehr gut abgegrenzt sehen. Daß Jijima es nicht gesehen hat, hängt vielleicht mit einem etwas starken Kontraktionszustande seiner Präparate zusammen. Überhaupt sind auch hier die übrigens sehr guten Beobachtungen Jijimas über das Genitalatrium gelegentlich zu berichtigen und zu ergänzen.

Das Genitalatrium hat ebenfalls eingesenktes Epithel, wie ich Jijima und Stoppenbrink (17, S. 535f.) gegenüber hervorheben muß. Ähnlich wie beim Pharynx finden sich aber auch hier in den Epithelplatten hin und wieder, wenn auch nur selten, abgeplattete Kerne. Die Kerne des eingesenkten Epithels sind im hinteren Teils des Atriums weiter, im vorderen weniger weit von den Epithelplatten entfernt. Dieser Unterschied rührt her von der verschiedenen Dicke der Muskulatur zwischen Epithelplatte und Epithelkernen. Ähnliche Verhältnisse sind ja auch vom Pharynx bekannt, wo das Innenepithel viel tiefer gelegene Kerne aufweist als das Außenepithel. Unter der Epithelplatte liegt im vorderen Teile des Atriums eine dünne Ringmuskellage des Penis. Auf diese folgt eine meist dreifache Lage von Längsmuskeln, die ebenfalls in den Penis auslaufen; und zwar ziehen sie schräg von außen nach innen durch den Penis, in dessen Längsrichtung. Im hinteren Teile des Atriums wird die Ringmuskellage außerordentlich dick. Die Längsmuskeln finden sich hier nicht mehr nach außen von ihnen, sondern sind zwischen die Ringmuskulatur verteilt. Nach außen von dieser ganzen Muskulatur folgen dann die Kerne des eingesenkten Epithels und die Myoblasten. Daß diese Kerne mit den Epithelplatten direkt zusammenhängen, konnte ich im vorderen Teile ganz deutlich nachweisen, während im hinteren Teil dieser Nachweis schwerer gelingt; hier liegt nämlich die dichte Muskelschicht zwischen Kern und Platte. Aber auch hier habe ich den Zusammenhang öfters mit Sicherheit beobachtet.

Die Entstehung dieses eingesenkten Epithels ist hier die nämliche wie beim Pharynx und wie sie oben für das Penisepithel dargestellt wurde. In Fig. 9 sieht man im Epithel der Penisscheide noch deutlich Kerne, die dann später in die Tiefe wandern.

Auf die Kernschicht folgt wieder eine Schicht Längsmuskeln, besonders im hinteren Teil.

Der an die Genitalöffnung angrenzende Teil des Atriums hat gewöhnliches kernhaltiges, hochcylindrisches Epithel, wahrscheinlich so weit, wie er eine Einstülpung des äußeren Ectoderms ist. Die Zellen sind dort sehr hoch, ähnlich den Zellen an der Mundöffnung. Hier findet sich ein Sphinkter aus Ringmuskeln. Im ganzen hinteren Teile sind Radiärmuskeln vorhanden.

Im vorderen Teile des Genitalatriums ist die Kernplatte ähnlich gebaut wie beim Pharynx. Nach hinten zu zeigt sie Einschnürungen, die sich weiter nach hinten allmählich vertiefen; oder, umgekehrt ausgedrückt, wir finden dort Vorwölbungen, die birnförmig aussehen und nach dem Lumen zu abgerundet sind. Das Atrium ist also papillös, derart, daß ein Horizontalschnitt durch die Platten zunächst durch Zwischenräume voneinander getrennte Flächen ergibt, tiefer unten dann Felder, die durch scharfe Grenzen voneinander geschieden sind. Diese Felder haben ein körniges Aussehen und sind öfters von einem oder mehreren, im Querschnitt runden Gängen durchbohrt. Diese Gänge, die jedenfalls Drüsenausführgänge darstellen, sind verschieden zahlreich in den einzelnen Abschnitten des Atriums verteilt, besonders zahlreich an der Genitalöffnung.

Das ganze Atrium scheint mit Cilien ausgekleidet zu sein; doch ist mir ihr Vorhandensein im hinteren Teile zweifelhaft geblieben. Bei einem Exemplar sah ich Cilien nur an der Penisscheide; gegen Ende derselben nahmen sie an Größe mehr und mehr ab und waren im hinteren Teile des Atriums überhaupt nicht mehr zu finden. Dagegen setzte sich der Cilienbelag noch eine Strecke weit auf den Penis selbst fort. An einem andern Exemplar ließen sich die Cilien über die ganzen Zellplatten des eingesenkten Epithels verfolgen.

In der Penisscheide ist keine Abgrenzung der einzelnen Epithelplatten zu sehen. Den Höhen dieser Epithelplatten ist die Höhe der Cilien proportional; wo erstere niedriger werden, nimmt auch die Größe der Cilien ab, also sowohl im hinteren Teile der Penisscheide als auf dem Penis selbst.

Bonn, im September 1912.

Literatur.

1. D. Bergendal, Zur Parovariumfrage bei den Tricladen. Festschrift für Lilljeborg. Upsala 1896.
2. L. Böhmig, Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Turbellarien. Zool. Anz. Bd. X. 1887.
3. — Tricladenstudien. I. Tricladida maricola. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXI. 1906. S. 344—504. Taf. XII—XIX.
4. J. Carrière, Die Augen von Planaria polychroa Schmidt und Polycelis nigra Ehrb. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1882. S. 160.

5. G. D. Chichkoff, Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Triclades). Arch. de Biologie. T. XII. 1892.
6. L. v. Graff, Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola. 1899. Leipzig.
7. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfind. bei niederen Tieren. II. Die Augen der Plathelminten, insbes. d. tricladen Turbellarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1897.
8. R. Jander, Die Epithelverhältnisse des Tricladenpharynx. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ont. Bd. X. 1897.
9. E. Jänichen, Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII. 1897.
10. J. Jijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocölen (Tricladen). Zeitschr. f. wiss. Zool. 1884.
11. P. Lang, Über Regeneration bei Planarien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIX. 1912.
12. — Zur Systematik der einheimischen Süßwassertricladen (Auricularsinnesorgane). Zool. Anz. 1912. Bd. XLI. S. 11.
13. H. Micoletzky, Zur Kenntnis des Nerven- und Excretionssystems einiger Süßwassertricladen nebst andern Beiträgen zur Anatomie von Planaria alpina. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVII. 1907. S. 382—434. Taf. XXI—XXIII.
14. A. Mrázek, Einige Bemerkungen über das Excretionssystem einiger Süßwassertricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIII. 1909.
15. P. Steinmann, Untersuchungen an neuen Tricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII. 1909.
16. N. M. Stevens, A Histological Study of Regeneration in Planaria simplicissima, Pl. maculata and Pl. morgani. Arch. Entw. Mech. Bd. XXIV 1907. S. 350—373.
17. F. Stoppenbrink, Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf d. histolog. Bau der Süßwassertricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIX. 1905.
18. J. Ude, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX. 1908.
19. J. Wilhelmi, Untersuchungen über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX. 1906.
20. — Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 32. Monographie: Tricladen. 1909.
21. W. M. Woodworth, Contrib. to the Morphol. of the Turbellaria. I. On the struct. of Phagocata gracilis Leidy. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward. Coll. Vol. XXI. 1891.
22. L. Böhmig, in: Brauer, Süßwasserfauna Deutschlands. Heft 19. 1909.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

Fig. 1. Zwei Querschnitte durch Excretionsgefäße, um zu zeigen, daß der Gang inter- und nicht intracellulär verläuft. Zeiss Im. 2 mm. Comp.-Oc. 6.

Fig. 2. Dgl. ein Längsschnitt.

Fig. 3. Neue Sinneszelle im Epithel. Eine große Zelle mit großem Kern, mit flammenförmigen Stäbchen, die die Zelle durchsetzen und in das subepitheliale Gewebe eindringen. Zeiss Im. 2 mm. Comp. -Oc. 6.

Fig. 4. Dgl. Über dem großen abgeplatteten Kern ein gleichgroßer homogener Körper in einem Hohlraum des Zellplasmas.

Fig. 5. Dgl. Zwei Sinneszellen. In beiden je ein homogener Körper in einer Höhle; in der linken Zelle an drei Stellen angeschnitten.

Fig. 6. Querschnitt durch das Auricularsinnesorgan samt zutretendem Nerv. Die Fibrillen des Nerven gehen in die Plasmafibrillen und diese in die Cilien über. Die Plasmafibrillen bedingen die Längsstreifung der Sinneszellen. Zeiss Im. 2 mm. Comp.-Oc. 6.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch die Gegend, wo die Tuba in das Ovar übergeht. In der Figur sieht man, daß zwei Ovare voreinanderliegen, ein normales (*no*) und ein überzähliges (*üo*) Ovar. Die Tuba (*ed*) geht in beide über. Ihr Lumen ist nur an einer kleinen Stelle angeschnitten. *d*, Darm; *do*, Dotterstock; *e*, Epithel der dorsalen Seite. Zeiss, Obj. CC, Oc. 1.

Fig. 8. Querschnitt durch das Ovar in dessen vorderer Hälfte. Dort ist das Ovar in zwei Lappen geteilt, indem Muskeln usw. dazwischen geraten sind. *d*, Darm. Zeiss, Obj. CC, Oc. 6.

Fig. 9. Regenerat von 5 Tagen. Sagittalschnitt durch das Epithel (*P*) des Penis und (*PS*) der Penistasche und Umbiegungsstelle des Penisepithels in das Epithel der Penistasche (*PS*). Das Epithel enthält noch Kerne, die, wie beim Pharynx, später in die Tiefe wandern. Zeiss Im. 2 mm. Comp.-Oc. 6.

Scorpiotomische Mitteilungen.

I. Ein Beitrag zur Morphologie der Giftdrüsen der Skorpione.

Von

Dr. E. Pawlowsky.

(Aus dem Zoologischen Laboratorium der Kaiserl. Militär-Medizinischen Akademie zu St. Petersburg. Vorstand Prof. Dr. N. A. Cholodkovsky.)

Mit Tafel X und XI.

Die Giftdrüsen der Skorpione sind schon seit langer Zeit bekannt. Beschreibungen derselben finden wir bei Meckel (17), Treviranus (23), J. Müller (19), E. Blanchard (3), Gervais et van Beneden (9), Moquin-Tandon (18), sowie in mehreren Arbeiten von Dufour (4, 5, 6, 7). Alle diese Autoren haben auf das Vorhandensein zweier Giftdrüsen in dem Postanalsegment des Postabdomens der Skorpione hingewiesen, welche mit ihren äußeren Teilen dem Integument anliegen und von innen mit einer Muskelhülle oder einem Diaphragma ausgekleidet sind, durch das die Drüse von der mit der Leibeshöhle in Verbindung stehenden Höhle des Segments abgegrenzt wird. Mit ihrem hinteren Abschnitt gehen die Drüsen in Ausführgänge über, welche nach Blanchard (3) zu einem gemeinsamen Gang verschmelzen, der dann vermittelst zweier seitlicher Öffnungen etwas vor dem Gipfel der Spitze des Gliedes (des Stachels) nach außen münden soll. Andre Autoren wie J. Müller (19) und Dufour (4, 5, 6, 7) weisen auf die Unabhängigkeit der Drüsenausführgänge voneinander hin, welche nicht mit einander verschmelzen, sondern bis zu ihren Ausmündungen getrennt im Stachel verlaufen. Von dem inneren Bau der Drüsen war nur wenig bekannt, indem derselbe nur auf Grund grober anatomischer Präparationen des Organs beurteilt wurde. J. Müller (19) gibt an, die innere Oberfläche der Drüse sei mit Längsfalten bedeckt. Auf der convexen Seite der Drüse sieht man auf deren inneren Fläche nach Dufour (7) «quatre ou peut-être cinq vaisseaux d'un blanc plus mat, les uns simples, les autres divisés ou fourchus, rampant entre les chairs ou les muscles.

Ces vaisseaux, dont la délimitation est loin d'être facile, ne sont pas de simples nervures, comme on pourrait le croire au premier coup d'œil, car on parvient à les soulever avec la pointe d'une aiguille. Ils vont tous aboutir à un tronc central ou médian, lequel s'atténue pour s'enfoncer dans le col. Ils sont donc sécréteurs par leurs branches et excréteurs par leur tronc» (p. 652—653).

Näheres über den mikroskopischen Bau der Drüsen teilt Joyeux-Laffuie (10, 11) mit, welcher diese Organe an der Hand von Schnitten untersuchte. Dieser Autor bestätigte die völlige Unabhängigkeit beider Drüsen und ihrer Ausführgänge voneinander und wies auf den Charakter der Gewebe hin, aus welchen das Organ besteht. Die Drüse der Skorpione (*Scorpio occitanus* = *Buthus occitanus*) hat nach Joyeux-Laffuie das Ansehen eines faltigen Sackes, der von innen mit einer Schicht hohen Cylinderepithels ausgekleidet ist, durch welches das Gift ausgeschieden wird.

Nach dieser besten Arbeit habe ich in der Literatur keine neueren Angaben über den uns interessierenden Gegenstand finden können, mit Ausnahme der einen cytologischen Charakter aufweisenden Untersuchung von Launoy (13) über die Secretion von Gift in verschiedenen Drüsen, speciell in denen von *Buthus europaeus* Leach.

Aus der vorhandenen Literatur kann man wohl eine Vorstellung von dem mikroskopischen Bau der Drüsen bei den Skorpionen der Familie der Buthidae erhalten, während die Skorpione der übrigen Familien in dieser Hinsicht nicht untersucht worden sind.

Von mir sind nachstehende von Herrn A. Birula mit größter Liebenswürdigkeit für mich bestimmte Skorpionenarten untersucht worden:

1. Fam. Buthidae.
    Subfam. Buthinae.
        Gen. *Buthus* Leach.
            B. australis L.
            B. crassicauda Ol.
            B. judaicus E. Sim.
            B. eupeus C. L. Koch.
            B. eupeus var. *thersites* C. L. Koch,
            B. caucasicus Nordm.
            B. occitanus Amor.
        Gen. *Butheolus* E. Sim.
            B. scrobiculosus Grube.

Subfam. Centrurinae.
Centrurus gracilis Latr.
2. Fam. Scorpionidae.
Subfam. Scorpioninae.
Palamnaeus indicus L.
Scorpio maurus L.
Subfam. Hemiscorpioninae.
Hemiscorpion lepturus Ptrs.
3. Fam. Chactidae.
Calchas nordmanni Bir.
Subfam. Euscorpiinae.
Gen. *Euscorpius* Thor.
Euscorpius carpathicus L.
E. germanus C. L. Koch.
E. italicus var. *avhasicus* Nord.
E. mingrelicus Kessler.

Es ist mir eine angenehme Pflicht dem Zoologischen Museum der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften sowie den Herren A. Birula, K. Demokydoff, M. Rimsky-Korsakoff, Prof. W. Schimkewitsch, Th. Spitschakoff und J. Ssokoloff, die mir das Untersuchungsmaterial geliefert haben, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

I. Anatomie der Giftdrüse.

Familie Chactidae.

Ich beginne die Beschreibung der von mir erzielten Resultate mit der Familie der Chactidae. Bei *Euscorpius carpathicus* L. befinden sich im Postanalsegment, wie überhaupt bei allen Skorpionen, zwei selbständige Drüsen, von denen eine jede die Gestalt eines in die Länge gestreckten, eiförmigen Körpers mit mehr geradem oberen und convexem unteren Rande aufweist (Fig. 1, 2 *gd*, Taf. X). Das hintere Ende der Drüse geht plötzlich in einen schmalen, cylindrischen Ausführgang über, in dem man zwei Abschnitte unterscheiden kann. Der erste Abschnitt ist kurz und dick und erweist sich als die unmittelbare Fortsetzung der Drüse; er entbehrt einer Muskelhülle (Fig. 20 ag_1, Taf. XI) und bildet den Übergang zu dem eigentlichen Ausführgang, welcher das Aussehen eines langen und dünnen Rohres hat, das von innen mit einer dicken, an den Rändern der äußeren Mündung des Ganges in das Chitin des Integuments übergehenden Chitinhülle ausgekleidet ist (Fig. 20 ag_2, Taf. XI). In seiner ganzen Länge ist der Gang von einer Schicht Epithelzellen gebildet, die an der Secretion nicht teilnehmen. Die Kerne dieser Zellen sind mehr oder weniger länglich (Fig. 24, Taf. XI). Auf Querschnitten durch das Segment (Fig. 7, Taf. X) hat eine jede Drüse die Gestalt eines von oben nach unten ausgezogenen Ovals, welches außen, wie bei den Buthidae, der Hypodermis anliegt, von innen, oben und unten dagegen von halbkreisförmig verlaufenden Fasern einer quergestreiften Muskelhülle bedeckt ist, unter der ein faseriges, die Membrana propria der Drüse mit sich blaß färbenden runden Kernen bedeckendes Gewebe liegt. Die Drüse selbst stellt ein einfaches, nicht gefaltetes Oval dar mit dicken Wandungen, welche durch außerordentlich hohe prismatische Epithelzellen gebildet werden (Fig. 7 *ep*, Taf. X; Fig. 21, Taf. XI). Der Kern der Zellen ist unabhängig von deren Größe, sehr klein und nimmt den basalen Teil der Zelle ein (Fig. 21 *n*, Taf. XI), während ihr übriger Teil von Secretkörnern angefüllt ist, welche je nach dem Stadium der Secretion das Aussehen kleiner Körnchen oder großer Kügelchen besitzen (Fig. 21 *s*, Taf. XI), die nach Bearbeitung mit eisen-ammoniakalischem Alaun nach HEIDENHAINschem Hämatoxylin leicht ihre Färbung einbüßen, während die kleinen Körnchen bei der gleichen Behandlung schwarz gefärbt bleiben (Fig. 22 *s*, Taf. XI). Außer den Epithelzellen nehmen an dem Aufbau der Drüse auch noch Zellenelemente andrer Art Anteil, welche die Drüsenzellen in Gestalt flacher Stützzellen durchsetzen und voneinander trennen. Diese Stützzellen liegen zu mehreren Reihen zwischen einer Schicht von Epithelzellen. Die Gestalt ihrer Kerne ist eine verschiedene: unterhalb der inneren Oberfläche des Organs sind dieselben rund, an allen übrigen Stellen dagegen stäbchen- oder spindelförmig (Fig. 21, 23 *stz*, Taf. XI). Von den Systematikern ist auf einen Geschlechtsdimorphismus in dem Postanalorgan der Skorpione hingewiesen worden. KRAEPELIN (12) gibt an, daß das Bläschen, in dem sich die Giftdrüsen von *Euscorpius italicus* ♂ befinden, dick und bauchig sind, bei *E. carpathicus* ♂ sind sie dick aufgeblasen, bei *E. germanus* aufgeblasen, während bei *E. flavicaudis* das Bläschen des ♂ nicht dicker ist, als bei dem ♀. Der Unterschied in der äußeren Gestalt des Segmentes muß sich naturgemäß auch an den in diesem enthaltenen Organen bemerkbar machen. Auf Fig. 1, 2, Taf. X, sind Längsschnitte durch das Postanalsegment des ♂ und ♀ von *Euscorpius italicus* abgebildet. Der Unterschied in der Gestalt der Giftdrüse läßt sich deutlich erkennen, indem dieselbe bei dem ♂ unten stark vorgewölbt ist, bei dem ♀ dagegen eine geringere Krümmung bildet, in Übereinstimmung mit der Biegung der unteren Wandung des Segments. Auf Querschnitten durch das Segment, auf dem Niveau seiner größten Dicke, ist die Drüse des ♂ etwa zweimal so hoch wie diejenige des ♀ (Fig. 8, 9, Taf. X). Die Höhe des abscheidenden Epithels des Organs des ♂ ist etwa um $2^1/_2$ mal höher, als in der Drüse des ♀, während die Muskelhülle dieses letzteren stärker entwickelt ist als bei dem ♂, indem sie ihre größte Dicke auf der oberen Fläche der Drüse erreicht, ihre geringste Dicke dagegen bei ihrem Übergang auf deren untere Fläche. Bei dem ♂ ist kein schroffer Übergang in der Dicke dieser Hülle zu bemerken.

Von der Familie der Chactidae habe ich, abgesehen von *Euscorpius italicus* var. *avhasicus*, *E. germanus* und *E. mingrelicus*, deren Drüsen nach dem gleichen Typus gebaut sind, wie bei *E. carpathicus*, auch noch *Calchas nordmanni* aus Transkaukasien untersuchen können; Herr A. Birula (2), welcher diesen Skorpion beschrieben hat, übergab mir in liebenswürdigster Weise ein Exemplar dieser Art, vortrefflich in Alkohol konserviert. Bei *Calchas nordmanni* ist das Postanalsegment des ♂ kleiner und schmäler als dasjenige des ♀ von entsprechender Größe, d. h. wir haben hier umgekehrte Verhältnisse vor uns im Vergleich mit dem, was wir oben für *Euscorpius* kennen gelernt haben. Die allgemeine Gestalt der Drüsen entspricht den Drüsen von *Euscorpius*, allein der Übergangsabschnitt des Ausführganges ist länger als bei letzterem. Ihrem mikroskopischen Bau nach sind die Drüsen von *Calchas* übereinstimmend mit denjenigen von *Euscorpius*, indem sie einen glattwandigen Sack darstellen, welcher aus secretierenden und Stützzellen aufgebaut ist (Fig. 10, Taf. X).

Die Skorpione der Familie der Chactidae sind demnach wenigstens bei den von mir untersuchten vier Arten von *Euscorpius* sowie *Calchas nordmanni* — durch eine Giftdrüse von der Gestalt eines einfachen glattwandigen Sackes charakterisiert, wobei diese Form des Organes in schroffem Gegensatz steht zu der von Joyeux-Laffuie (11) für *Buthus occitanus* beschriebenen Drüse.

Familie Scorpionidae.

Von dieser Familie erhielt ich drei Vertreter: *Palamnaeus indicus* (L.) (= *Heterometrus cyaneus* C. L. Koch), *Scorpio maurus* L. und *Hemiscorpion lepturus* Ptrs.; die beiden ersten Arten gehören zu der Unterfamilie der Scorpioninae, die letztere zu den Hemiscorpioninae. Alle Exemplare waren in Alkohol konserviert, weshalb ich mich auf die allgemeinen Züge im Bau ihrer Drüsen beschränken muß.

Hemiscorpion lepturus bietet in der Hinsicht besonderes Interesse, als die Gestalt des letzten Segmentes seines Postabdomens bei dem ♂ und dem ♀ eine verschiedene ist. Indem Kraepelin eine Abbildung der Blase des Männchens mitteilt (l. c. Fig. 38), bemerkt er dabei: »Blase beim ♂ nach hinten jederseits des Stachels in einen stumpfen Buckel ausgezogen.« (l. c. S. 141). Es ist zu bemerken, daß auch in andern Beziehungen Unterschiede bestehen. Das postanale Segment des Postabdomens des ♀ wies die gewohnte bläschenförmige Gestalt auf. Der Stachel des Segmentes ist sehr klein (Fig. 4, Taf. X). Das entsprechende Segment des ♂ ist, abgesehen von den stumpfen Tuberkeln auch noch durch seine Gestalt ausgezeichnet, welche die einer cylindrischen, seitlich etwas komprimierten Röhre ist. Ihre untere Fläche geht bei dem ♀ allmählich auf den Stachel über, während sie bei dem ♂ eine Vertiefung bildet, welche durch das Zusammentreffen der unteren Flächen des Stachels und der Blase unter einem stumpfen Winkel zustande kommt. Diese Verhältnisse sind auf Längsschnitten durch das Segment deutlich zu sehen (Fig. 3, Taf. X).

Die Gestalt der paarweise in jedem Segment liegenden Giftdrüsen entspricht den Geschlechtsunterschieden dieses letzteren. Soweit man auf Grund von Totalpräparaten urteilen kann, erstreckt sich das Gewebe der Drüse des ♂ auch in die Höhlung der zwei stumpfen Höcker, welche unter der Basis des Stachels liegen. Durch die Muskelhülle der Drüse schimmert auf der inneren Wand des Organs eine Längsfalte hindurch, welche bei dem ♂ der oberen Fläche der Drüse parallel verläuft, bei dem ♀ dagegen unter einem Winkel vertieft ist, dessen Seiten mit der Richtung der unteren Fläche des Segmentes zusammenfallen.

Diese Verhältnisse treten auf Querschnitten durch das Organ des ♂ hervor (Fig. 11, Taf. X), auf denen zu erkennen ist, daß dessen Innenwand eine wirkliche Falte bildet, d. h. eine solche, an deren Bildung die Membrana propria der Drüse Anteil nimmt. Auf der übrigen Oberfläche dieser letzteren ist das Epithel nicht überall von gleicher Höhe, indem es geringe Erhebungen bildet. Bezüglich der Muskelhülle des Organs kann man nur hervorheben, daß sie in dessen oberen Hälfte auch auf den äußeren Teil übergeht, indem sie sich in einer gewissen Ausdehnung zwischen Drüse und Hypodermis legt.

Die Giftdrüsen von *Scorpio maurus* sind durch eine größere Anzahl von Falten ausgezeichnet, welche sich, wenn es ihrer nicht viele (2—3) sind, an der inneren Wandung der Drüse gruppieren, dagegen auch auf deren obere und untere Seite übergehen, wenn die Zahl dieser Falten eine größere ist. Auf der äußeren Wandung des Organs habe ich keine Falten bemerken können (Fig. 12, Taf. X).

Über die Drüsen der erwachsenen *Palamnaeus indicus* läßt sich nichts bestimmtes aussagen, da das Epithel der Drüse des einen mir zur Verfügung stehenden Exemplars sich infolge der schlechten Konservierung als zerstört erwiesen hatte; dagegen konnte ich zwei neugeborene Skorpione dieser Art untersuchen, von denen weiter unten die Rede sein wird.

Wenn wir alles über den Bau der Giftdrüsen der Scorpionidae Mitgeteilte zusammenfassen, so gelangen wir zu dem Schlusse, daß dieselben in morphologischer Beziehung komplizierter gebaut sind, als die entsprechenden Gebilde bei den Chactidae, indem der Rücken der Drüsen eine kleine Anzahl vorzugsweise längsgerichteter Falten bildet, an deren Bildung die Membrana propria und die äußere faserige Hülle der Drüsen Teil nimmt.

Familie Buthidae.

Die allgemeinen anatomischen Verhältnisse der Drüsen bei den Skorpionen der Familie der Buthidae waren von Joyeux-Laffuie (10, 11) richtig dargestellt worden.

Von dem mir zu Gebote stehenden Material erregte mein Interesse vor allem *Butheolus scrobiculosus*, indem sein Postanalsegment außerordentlich klein ist, und zwar sowohl seiner absoluten Größe nach, wie auch im Vergleich mit dem Durchmesser der vorhergehenden Segmente. Seine Giftdrüsen erwiesen sich als nach dem gleichen Typus des gefältelten Sackes gebaut, wie bei *Buthus*, nur sind sie äußerst klein infolge des geringen Umfanges ihres Behälters und enthalten entsprechend weniger Falten, wobei letztere auch auf der äußeren Oberfläche des Organes vorhanden sind (Fig. 13, Taf. X).

Die Zahl der Falten in den Drüsen der Skorpione der Gattung *Buthus* (*Buthus eupeus*, *Buthus eupeus* var. *thersites*, *Buthus crassicauda*, *Buthus australis*, *Buthus caucasicus*, *Buthus judaicus*, *Buthus occitanus*) ist im allgemeinen recht beträchtlich (5—10); dieselben sind vorzugsweise längsgerichtet und gehören zu den wahren Falten, indem die Membrana propria an ihrer Bildung teilnimmt. Was speziell *Buthus australis* betrifft, so muß ich folgendes bemerken. Zu meiner Verfügung standen drei Exemplare: ein gänzlich erwachsener großer Skorpion und zwei junge von verschiedenem Alter mit völlig erhärtetem Chitin. Bei der Untersuchung von mit der Hand ausgeführten Schnitten durch das Postanalsegment konnte ich mich davon überzeugen, daß der Charakter der Faltenbildung der Drüsen bei allen drei Exemplaren ein verschiedener war, und daß der Grad ihrer Ausbildung mit dem Alter an Komplikation zunimmt (Fig. 16, 17, 18, Taf. X); es sind dabei mehrere Häutungen erforderlich, bevor die Drüse ihr definitives Aussehen angenommen hat. Man wird mit vollem Recht aussagen können, daß die Giftdrüsen der Skorpione aus der Familie der Buthidae eine postembryonale Entwicklung durchmachen. Diese Schlußfolgerung kann ich auch noch durch ein andres noch überzeugenderes Beispiel bekräftigen. Ich untersuchte einen erwachsenen *Buthus eupeus* und einen jungen *Buthus eupeus* var. *thersites*. Da der Altersunterschied zwischen diesen beiden Exemplaren ein recht beträchtlicher war, so erwiesen sich die Unterschiede im Bau der Drüsen als sehr groß. Bei dem jungen Exemplar stellte eine jede der Drüsen einen von einer Schicht hoher Epithelzellen gebildeten Sack dar, wobei an der inneren Oberfläche des Organs nur eine einzige niedrige (wahre) Längsfalte verlief (Fig. 15, Taf. X). In dieser Gestalt erinnert die Drüse an die entsprechende Bildung bei *Hemiscorpion lepturus* ♂ (Fig. 11, Taf. X). Bei dem erwachsenen *Buthus eupeus* sind zahlreiche Falten vorhanden, und zwar auf allen Seiten der Drüse (Fig. 14, Taf. X).

Die Entwicklung der Drüse verläuft demnach in ganz bestimmter Ordnung. Bevor die Drüse sich zu dem typischen Organ der Buthidae gestaltet, durchläuft sie (während der embryonalen Entwicklung) das Stadium des für die Chactidae charakteristischen einfachen Sackes (Fig. 34, 35 *gd*, Taf. XI), sowie dasjenige des für die Scorpionidae typischen schwach gefältelten Sackes (Fig. 15, Taf. X). Diese Aufeinanderfolge hat natürlich auch eine rein morphologische Bedeutung.

Von Vertretern der übrigen Unterfamilien der Buthidae habe ich *Centrurus gracilis*, einen Vertreter der Centrurinae, untersucht, deren Giftdrüsen dem Typus der Buthidae durchaus entsprechen (Fig. 6, 19, Taf. X).

Was den mikroskopischen Bau der Drüsen betrifft, so muß ich bemerken, daß bei allen von mir untersuchten Skorpionen die Drüsen aus Zellen von zweierlei Art aufgebaut sind — aus Drüsenzellen und aus Stützzellen, deren Beziehungen zueinander die gleichen sind, wie bei den Chactidae. Der Bau des Ausführungsganges konnte wegen der Unmöglichkeit, das Chitin des Stachels zu schneiden, nicht untersucht werden.

Die Drüsen der Buthidae sind nach dem Typus des gefältelten Sackes gebaut und sie sind in morphologischer

Beziehung kompliziertere Gebilde, als die Drüsen aller übrigen von mir untersuchten Scorpione.

II. Entwicklung der Giftdrüsen.

Um uns die morphologische Bedeutung der oben beschriebenen Typen von Giftdrüsen klar zu machen, müssen wir uns ihrer Entwicklungsgeschichte zuwenden. Einige auf diese Frage bezüglichen Angaben finden wir in embryologischen Arbeiten.

Ganin (8) weist darauf hin, daß die Giftdrüsen und die Anlage des Stachels auf den letzten Stadien der Entwicklung zur Bildung gelangen. Zu beiden Seiten des letzten Segmentes differenzieren sich die Anlagen der Drüsen in Gestalt zweier länglich-ovaler Körper, welche nach dem Gipfel des Segmentes zu enger werden; ihre verschmälerten Teile verwandeln sich in die Ausführgänge. In dieser Arbeit verdient der Hinweis darauf das größte Interesse, daß die Drüsen und ihre Ausführgänge ganz voneinander getrennt sind. Laurie (16) hat für *Euscorpius italicus* angegeben, daß die Anlage der Drüsen in die Zeit der fünften Entwicklungsperiode fällt (from the Formation of the Appendages to the Hatching of the Embryo). Die Drüse wird in Gestalt einer paarigen Einstülpung des Epiblasts in dem terminalen Segmente des Körpers angelegt. Péreyaslawtzewa (20) hat der Entwicklungsgeschichte der Drüsen von *Androctonus ornatus* ein ganzes Kapitel gewidmet. Diese Arbeit wurde nach dem Tode der Verfasserin veröffentlicht, wodurch sich ohne Zweifel die Unklarheiten der Beschreibung erklären lassen, welche es nicht gestatten sich ein klares Bild von dem Schema der Entwicklung dieser Organe zu machen. Der Ausführgang wird an dem Ende des Gliedes in Gestalt einer sackförmigen Einstülpung angelegt, welche sich späterhin gabelförmig in zwei Äste teilt. «Ici . . . chacune des branches ou canaux vient s'appuyer contre un sac latéral correspondant, dont la structure histologique a bien évidemment le caractère d'une glande.» Weiterhin sagt der Verfasser: »Il n'y a aucun doute que le canal terminal avec ses deux branches latérales ne soit le conduit excréteur de la double glande venimeuse» (p. 166). Woher nun diese doppelte Drüse herstammt, ist aus dem Text der Arbeit nicht zu ersehen. Aus den Abbildungen des Autors geht hervor, daß die Anlagen der Drüsen durch kompakte Massen von embryonalen Zellen gebildet werden, welche sich später auseinanderschieben, und daß infolgedessen in der Anlage der Drüsen eine Höhlung auftritt.

Es standen mir keine vollständigen Serien von Embryonen zu Gebote, sondern nur einzelne Embryonen von *Buthus crassicauda*, sowie Junge verschiedener *Euscorpius*. Aus diesem Grunde war ich leider genötigt, mich auf die Beschreibung dieses lückenhaften Materials zu beschränken.

Familie Chactidae.

Vor allem will ich hier die Beschreibung eines neugeborenen Skorpions von *Euscorpius mingrelicus* mitteilen. Auf Querschnitten durch das postanale Segment bemerkt man auf dessen rechten und linkem Abschnitte dicht unter der Hypodermis je eine, auf dem Schnitte runde, ihrer wahren Gestalt nach ovoide Anlage der Giftdrüse (Fig. 25 *gd*, Taf. XI). Eine jede dieser Anlagen stellt eine Anhäufung ectodermaler (?) Zellen dar, welche dicht nebeneinander liegen, ohne jede Spur irgendeiner zwischen ihnen liegenden Höhle. Eine jede dieser zukünftigen Drüsen ist von Zellen umgeben, welche die Gestalt von Fasern mit dicken, stäbchenförmigen, dicht mit Chromatin angefüllten Kernen aufweisen. Von innen wird die Drüse durch eine dicke Schicht faseriger Zellen abgegrenzt, in deren langen, ebenfalls stäbchenförmigen Kernen das Chromatin indessen in Gestalt von Körnchen angeordnet ist. Diese Zellen sind Myoblasten (Fig. 25 *m*, Taf. XI), auf deren Kosten sich die quergestreifte Muskelauskleidung der Drüse entwickelt, welche in Gemeinschaft mit dem Integument die Kapsel bildet, in der die Drüse der entsprechenden Körperhälfte eingeschlossen ist. Diese Kapseln der Drüsen liegen weit voneinander entfernt; der zwischen ihnen befindliche, mit der Leibeshöhle des Embryos in Verbindung stehende Raum (Fig. 25 *ho*, Taf. XI) ist von einer Flüssigkeit angefüllt, welche sich auf Präparaten in Gestalt von Körnern niederschlägt, unter denen sich einzelne nicht mit einander in Verbindung stehende Zellen verschiedener Größe befinden, auf deren Bedeutung hier nicht eingegangen werden kann.

An der Stelle, wo das Segment enger wird, erleiden die allgemeinen gegenseitigen Verhältnisse eine Abänderung. Die Anlagen der Drüsen bleiben kompakt, werden aber schmäler, während die Schicht der Myoblasten rasch dünner wird und dann gänzlich verschwindet. In dem dem Übergangsabschnitt des Ausführganges entsprechenden Teil des Segmentes ordnen sich die Zellen der Anlage längs dessen Wandungen an, wobei sie niedriger werden und ein Lumen von regelmäßiger Gestalt umgeben, welches auf diesem Niveau des Segmentes zum ersten Male auftritt. Einige Schnitte weiter nach hinten tritt an der inneren Oberfläche des Lumens eine chitinöse Hülle auf. Von diesem Punkte angefangen, verläuft der eigentliche Ausführgang der Drüse nach hinten, welcher in die Hypodermis eindringt, seine Hülle aus faserigen Zellen verliert (die von der Drüse auf ihn übergeht) und in der Nähe des Gliedendes nach außen mündet, wobei seine chitinöse Cuticula in das Chitin des Integumentes übergeht. Auf diese Weise steht das Gewebe der Drüse durch Vermittelung der Zellen des Ausführganges mit der Hypodermis in Verbindung. Es bleibt noch die Tatsache hervorzuheben, daß bei dem neugeborenen Skorpion die Giftdrüse durch eine kompakte Masse von embryonalen Zellen gebildet wird, während der Ausführgang ein Lumen enthält und mit einer chitinösen Cuticula ausgekleidet ist (Fig. 26 *ag*, Taf. XI).

Bei den drei jungen *Euscorpius germanus*, welche sich zwar schon gehäutet hatten, aber dennoch ein noch weiches Chitin besaßen, war die Entwicklung der Drüsen weiter vorgeschritten. Die Stufe der Entwicklung war bei allen diesen drei Exemplaren eine verschiedene. Bei dem allerjüngsten derselben besitzt die Drüse auf dem Querschnitt das Aussehen eines von oben nach unten in die Länge gezogenen Ovals und ist dadurch ausgezeichnet, daß in ihrem Innern eine spaltförmige Höhlung mit glatten Wandungen vorhanden ist (Fig. 27 *gd*, Taf. XI).

In der epithelialen Schicht der Drüse ist die Histogenese der Zellen noch nicht beendet und dieselben haben noch nicht das Aussehen, wie bei dem erwachsenen Skorpion, obgleich bereits ein Hinweis auf die Differenzierung der Drüsenzellen von den Stützzellen zu bemerken ist. In dem Protoplasma der ersteren treten Secretkörner auf, welche durch Safranin rot gefärbt werden. Die Menge des Secrets nimmt in der Nähe des Ausführganges zu, dessen Chitinhülle eine kreisförmige Streifenbildung aufweist, die Ganin (8) mit der Streifung der Tracheen verglichen hat.

Bei dem an Alter zunächststehenden Skorpion ist die Drüse größer und nimmt, ihre Muskelhülle mitgerechnet, mehr als ein Drittel des Segmentes ein. Im übrigen sind die Verhältnisse die gleichen, wie bei dem vorhergehenden Exemplar. Bei dem letzten der Skorpione endlich war das Wachstum des Organs noch weiter fortgeschritten. Im Querschnitt hat die Drüse die Gestalt eines Kreises und reicht so nahe an die Mittellinie des Körpers heran, daß ihre Muskelhülle diejenige der andern Drüse fast berührt (Fig. 28 *gd*, Taf. XI). Die Zellen der Drüsen weisen keinen merklichen Unterschied von den oben beschriebenen der jungen Skorpione auf. Die Secretion in denselben erfolgt reichlich und die Secretkörner werden von Heidenhainschem Eisenhämatoxylin schwarz gefärbt (Fig. 31 *s*, Taf. XI).

Der Übergangsabschnitt des Ausführganges ist sehr deutlich ausgesprochen. Er wird von hohen Zellen mit runden oder ovalen Kernen gebildet, welche an deren Basis liegen (Fig. 29 ag_1, Taf. XI). In dem eigentlichen Ausführgang sind die Zellen von kubischer Gestalt; ihre chitinöse Cuticula wird nach Heidenhain ebenfalls schwarz gefärbt (Fig. 29 ag_2, Fig. 30, Taf. XI).

Auf Grund des oben Mitgeteilten wird man zu der Schlußfolgerung gelangen können, daß *Euscorpius* mit Drüsen von embryonaler Form in Gestalt kompakter Zellmassen geboren wird; die Drüsen unterliegen einer postembryonalen Entwicklung, in deren Verlauf in ihrem Innern eine Höhlung auftritt, ein Wachstum des gesamten Organs stattfindet und die Histogenese ihr Ende erreicht.

Familie Scorpionidae.

Von Vertretern der Scorpionidae habe ich zwei unlängst geborene Exemplare von *Palamnaeus indicus* untersuchen können. Ihrer äußeren Gestalt und ihrer Größe nach stimmten diese beiden Exemplare miteinander überein, allein bei der mikroskopischen Untersuchung derselben zeigte sich eine gewisse Verschiedenheit zwischen ihnen, welche darauf hinwies, daß das eine Exemplar älter war, als das andre. Die Giftdrüsen des jüngeren Skorpions bestehen aus zwei dickwandigen Säcken mit je einer glattwandigen spaltförmigen Höhlung in jeder Drüse. In den Wandungen des Organs liegen Kerne verschiedener Gestalt und Größe in zwei Schichten angeordnet. Die Kerne sind bald kompakt aus Chromatin bestehend, bald haben sie das Aussehen heller Bläschen mit einem oder zwei Nucleolen, bald endlich ist der ganze Kern mit Chromatinkörnchen angefüllt. Ohne eine spezielle Untersuchung eines aufeinanderfolgenden und reicheren Materiales ist es sehr schwierig, die Bedeutung und die gegenseitige Beziehung dieser Kernformen zueinander klarzulegen. Der Ausführgang der Drüse ist von dem entsprechenden Gebilde der oben beschriebenen Skorpione dadurch ausgezeichnet, daß seine epitheliale Schicht von einer dicken und scharf ausgesprochenen Membrana propria umgeben ist. Seine Zellen sind groß, das Lumen des Ganges dagegen klein. Die innere chitinöse Auskleidung ist gut ausgebildet.

Bei dem zweiten, älteren *Palamnaeus indicus*, welcher kurz vor der Häutung fixiert worden war, sind die Kerne der Giftdrüsenzellen mehr gleichförmiger, als bei dem vorhergehenden Exemplar und dabei regelmäßiger angeordnet. Die bedeutendste Anhäufung dieser Kerne liegt in Gestalt von zwei bis drei Schichten in dem basalen Teil der Zellen. Der übrige Teil dieser letzteren ist mit faserigem

Protoplasma angefüllt, in dem nur einzelne Kerne anzutreffen sind, welche die Zellenschicht bald von oben nach unten durchsetzen, bald dicht unter deren Oberfläche liegen (Fig. 33, Taf. XI). Ich vermute, daß wir es im gegebenen Falle mit einer Absonderung der Stützzellen von den Drüsenzellen zu tun haben. Im allgemeinen stellt die Drüse auch dieses Exemplares einen glattwandigen Sack dar, ohne die geringste Faltenbildung an dessen Wänden (Fig. 32 *gd*, Taf. XI). In der Muskelhülle des Organes ist eine undeutliche Querstreifung zu bemerken.

Junge Individuen von *Palamnaeus indicus* werden mit einer Drüse geboren, welche die Gestalt eines glattwandigen Sackes besitzt, wie er für die erwachsenen Skorpione der Familie Chactidae typisch ist; erst nach Verlauf einer gewissen Zeit, deren Dauer nur durch Beobachtungen an lebenden Objekten festgestellt werden kann, zeigt die Drüse eine Faltenbildung ihrer Wandungen, wie sie für die erwachsenen Individuen in der Familie der Scorpionidae typisch ist.

Familie Buthidae.

Auf Querschnitten durch das Postanalsegment von Embryonen von *Buthus crassicauda* mit zur Bildung gelangten Extremitäten nehmen die Anlagen der Giftdrüsen einen nur geringen Teil des Segments ein, indem sie in dessen unteren seitlichen Ecken liegen (Fig. 34, 35 *gd*, Taf. XI). Eine Myoblastenschicht grenzt die Drüse von der Höhlung des Segmentes ab. Die Drüse selbst hat die Gestalt eines Ovals mit schmalem Lumen; ihre Wandung besteht aus einer großen Anzahl in mehreren Reihen angeordneter Zellen, deren Kerne sich häufig karyokinetisch teilen (Fig. 37, Taf. XI). Von diesen sondern sich einzelne Kerne der zukünftigen Stützzellen ab, welche dicht unterhalb der inneren Oberfläche der Wand des Organs liegen (Fig. 36 *stz*, Taf. XI). In dem Protoplasma einiger Zellen befinden sich Vacuolen. Der Übergang der Drüse in den Ausführgang, wie auch der allgemeine Charakter des Baues dieses letzteren bieten nichts besonderes dar.

Berücksichtigt man die Angaben von Péreyaslawtzewa über die Entwicklung der Drüsen von *Androctonus ornatus* sowie dasjenige, was ich über den Bau der Drüsen des von mir untersuchten *Buthus crassicauda* mitgeteilt habe, so wird man zu nachstehendem Schlusse gelangen können:

Die Vertreter der Familie der Buthidae besitzen während ihrer embryonalen Entwicklung Giftdrüsen in Gestalt einer kompakten Masse von Zellen (wie bei dem neugeborenen *Euscorpius mingrelicus*), worauf in letzterer eine spaltförmige Höhlung auftritt und eine Absonderung der Drüsenzellen von den Stützzellen beginnt. In diesem Stadium hat das Organ des Embryos die Gestalt eines glattwandigen Sackes, d. h. die für die Drüsen der erwachsenen Chactidae typische Form. Erst später, bei der allmählichen Entstehung der Falten während der postembryonalen Entwicklung (s. oben), nimmt die Drüse ihr definitives Aussehen an.

Hieraus geht mit Sicherheit hervor, daß die Drüse der Chactidae in morphologischer Hinsicht viel primitiver ist, als die gleichen Organe bei den Buthidae, indem sie nur der embryonalen Form derselben entspricht.

Aus diesem Grunde möchte ich vorschlagen, die Drüsen der Chactidae als den Grund- oder embryonalen Typus, diejenigen der Buthidae dagegen als den definitiven oder komplizierten Typus zu bezeichnen, wobei sich die Drüsen der Scorpionidae gleichfalls dem definitiven Typus nähern, obgleich sie in gewissen Fällen eine nur geringe Anzahl von Falten besitzen (*Hemiscorpion lepturus*).

Auf Grund der Befunde aus der embryonalen Entwicklung wird man den Grundtypus der Drüsen (Chactidae) für den phylogenetisch älteren im Vergleich mit dem komplizierteren definitiven Typus der Scorpionidae und Buthidae ansehen können.

Zum Beschlusse haben wir uns nur noch darüber klar zu werden, in welchen gegenseitigen Beziehungen der Unterschied im Bau der Giftdrüsen bei den Skorpionen zu den übrigen Organsystemen derselben steht.

Durch die Arbeiten von RAY-LANKESTER (22), BERTEUX (1) und LAURIE (14) ist ein Unterschied im Bau der Lungenlamellen festgestellt worden. Von LAURIE sind nachstehende Termina zur Bezeichnung der Lungen vorgeschlagen worden. Zu dem stacheligen Typus (spinous type) rechnet dieser Autor diejenigen Lungen, deren freier Lamellenrand mit Dörnchen besetzt ist. Als Beispiel hierfür können dienen: *Scorpio, Heterometrus, Opisthophthalmus, Palamnaeus, Hemiscorpius, Scorpiops, Vejovis, Broteochactas, Anuroctonus, Bothriurus, Cercophonius* u. a. m. Als bogenförmige Lungen (arcade type) bezeichnet er diejenigen Lungen, bei denen die Dörnchen des freien Randes sich teilen und mit ihren Verzweigungen untereinander verbinden, indem sie gleichsam Bögen bilden; hierher gehören u. a. *Diplocentrus, Nebo, Jurus, Caraboctonus, Euscorpius.* Der netzförmige Typus endlich (reticulate type) ist durch Lungenlamellen charakterisiert, welche am Rande glatt, an der Oberfläche dagegen mit Härchen bedeckt sind. Derartige Organe sind bei den Buthidae nachgewiesen worden.

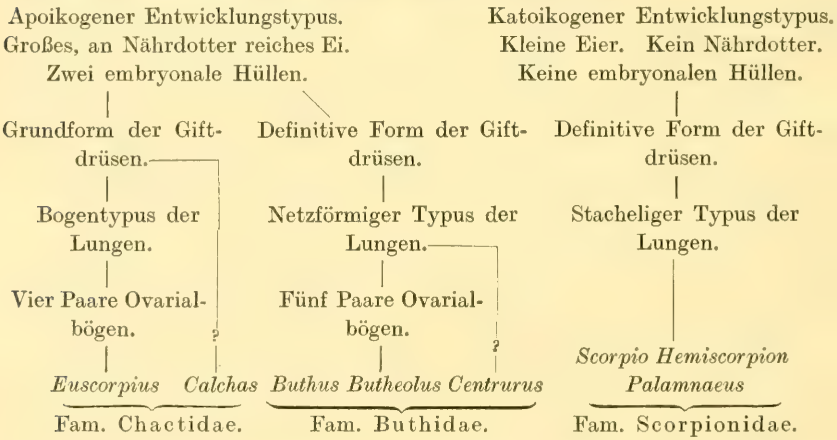
Die wesentlichsten Unterschiede sind in dem Bau der weiblichen Geschlechtsorgane der Skorpione in bezug auf die Entwicklungsweise der Eier gefunden worden. LAURIE (14, 15) unterscheidet in dieser Hinsicht zwei Gruppen von Skorpionen. Zu der einen derselben, welche er als die apoikogene bezeichnet, gehören die Skorpione, deren großes Ei mit einer beträchtlichen Menge von Nährdotter versehen ist. Die Bildung, die Befruchtung und die ersten Entwicklungsstadien der Eier verlaufen in den an den Eiröhren des Ovars sitzenden Follikeln. Bald nach der Befruchtung schlüpft das Ei in die Röhre des Ovars, wo dann auch seine definitive Entwicklung vor sich geht. Der Embryo wird von zwei embryonalen Hüllen umgeben, von denen die äußere serösen Charakters ist, mit großen Zellen und abgeflachten Kernen. Die Skorpione mit solchem Typus der Entwicklung wurden von LAURIE für die primitiveren angesehen. Derartige Züge sind charakteristisch für die Buthidae, *Euscorpius, Broteochactas* und *Bothriurus.*

Scorpiops und *Vejovis* bieten gewisse Unterschiede von den zuvor genannten Skorpionen, indem ihr Ei eine geringe Menge von Nährdotter enthält. Diese Skorpione bilden gleichsam einen Übergang zu der katoikogenen Gruppe. Die Eier der Vertreter dieser letzteren sind klein und enthalten keinen Nährdotter. Die Röhren des Ovars besitzen lange Divertikel, in denen sich je ein Ei befindet. Embryonale Hüllen fehlen. Der Embryo entwickelt sich da, wo das Ei gelegen hat und es findet kein Übertritt desselben in die Röhre des Ovars statt. Für die Ernährung des Embryos dienen verschiedene Vorrichtungen in der Art der Placentargebilde, wie sie von LAURIE (15) und POLJANSKY (21) beschrieben worden sind. Zu der katoikogenen Gruppe gehören die Scorpionidae.

Diese Typen der Entwicklung fallen nur mit den größeren systematischen Unterabteilungen überein. Der Bau der Lungen entspricht diesen letzteren nicht, indem ein und derselbe Typus von Lungen bei Vertretern so fern voneinander stehender und so verschiedener Gruppen angetroffen werden kann, daß sie in genetischer Hinsicht nicht miteinander verknüpft werden können. So findet sich z. B. der stachelige Typus bei *Scorpio, Vejovis* und *Broteochactas,* der bogenförmige Typus dagegen bei *Diplocentrus, Jurus* und *Euscorpius.* Aus diesem Grunde vermutet Laurie denn auch, daß der bogenförmige Typus des Organs in verschiedenen voneinander unabhängigen Gruppen der Skorpione aus dem gezähnelten Typus hervorgehen kann. Mit andern Worten, Laurie gibt die Möglichkeit einer polyphyletischen Entstehung des bogenförmigen Lungentypus zu.

Aus dem beschreibenden Teil meiner Arbeit geht hervor, daß die Typen der Giftdrüsen der Skorpione nur mit den großen systematischen Einheiten zusammenfallen. So finden wir den vollständig ausgesprochenen definitiven Typus der Drüsen bei den Buthidae, den weniger vollständigen bei den Scorpionidae, den Grundtypus dieser Drüsen endlich bei den Chactidae.

Die hier besprochenen gegenseitigen Beziehungen kann man schematisch in folgender Gestalt zusammenstellen:


Apoikogener Entwicklungstypus.
Großes, an Nährdotter reiches Ei.
Zwei embryonale Hüllen.
Katoikogener Entwicklungstypus.
Kleine Eier. Kein Nährdotter.
Keine embryonalen Hüllen.
Grundform der Giftdrüsen.
Definitive Form der Giftdrüsen.
Definitive Form der Giftdrüsen.
Bogentypus der Lungen.
Netzförmiger Typus der Lungen.
Stacheliger Typus der Lungen.
Vier Paare Ovarialbögen.
Fünf Paare Ovarialbögen.
?
?
Scorpio Hemiscorpion Palamnaeus
Euscorpius *Calchas*
Buthus Butheolus Centrurus
Fam. Chactidae.
Fam. Buthidae.
Fam. Scorpionidae.

Auf Grund der vorliegenden Untersuchung wird man nachstehende Schlußfolgerungen ziehen können.

1) Die Giftdrüsen der Scorpione besitzen einen verschiedenen Bau: bei den Chactidae (*Euscorpius* und *Calchas nordmanni*) stellen sie einen einfachen glattwandigen Sack dar, bei den Scorpionidae (*Scorpio maurus*, *Hemiscorpion lepturus*) — einen Sack mit einer geringen Anzahl von Längsfalten (1—2—4) und bei den Buthidae (*Buthus*, *Butheolus* und *Centrurus*) — einen durch zahlreiche Längsfalten in eine große Anzahl spaltförmiger Höhlungen eingeteilten Sack.

2) Alle Drüsen bestehen aus Zellen von zweierlei Art — aus Drüsenzellen und aus Stützzellen.

3) In morphologischer Hinsicht stellt der glattwandige Sack der Chactidae die einfachste Drüsenform dar; derselbe gehört zum

Grund- oder Embryonaltypus der Giftdrüsen. Die Drüsen der Scorpionidae und Buthidae gehören zu dem definitiven Typus und machen während ihrer Entwicklung das Stadium eines einfachen Sackes durch, wie bei den erwachsenen Chactidae.

4) Der sexuale Dimorphismus des postanalen Segments einiger Skorpione erstreckt sich auf ihre Giftdrüsen, deren äußere Gestalt bis zu einem gewissen Grade der Gestalt des Gliedes selbst entspricht (*Euscorpius*, *Hemiscorpion*). Die Unterscheidungsmerkmale erstrecken sich auch auf den Charakter des ausscheidenden Epithels, welches bei dem ♀ von *Euscorpius italicus* weniger als die Hälfte der Höhe der männlichen Drüse aufweist; dafür ist die Sackhülle bei dem Männchen viel schwächer entwickelt, als bei dem Weibchen. In morphologischer Hinsicht ist der Charakter der Drüsen bei beiden Geschlechtern im allgemeinen der gleiche.

5) Die Skorpione werden mit Drüsen geboren, welche weder in morphologischer noch in histologischer Hinsicht ihr definitives Aussehen erreicht haben. Bei den Chactidae sind in den Drüsen noch keine Höhlungen enthalten, bei den Scorpionidae fehlen die Falten, bei den Buthidae ist die Zahl der Falten eine sehr geringe (so ist z. B. bei dem jungen *Buthus eupeus* var. *thersites* nur eine einzige Längsfalte vorhanden, wie bei dem erwachsenen *Hemiscorpion lepturus*). Im Verlauf der ersten Lebensperiode des Scorpions unterliegen die Drüsen einer postembryonalen Entwicklung, während welcher eine Höhlung (Chactidae) oder Falten (Buthidae) an denselben auftreten; die Zahl dieser letzteren nimmt allmählich zu (Buthidae), wobei gleichzeitig eine Histogenese stattfindet. Ihre definitive Gestalt nimmt die Drüse erst bei dem weiteren Wachstum des Scorpions an.

6) Der Grundtypus der Drüsen der Chactidae bestätigt deren hohes phylogenetisches Alter, während der definitive Typus dieser Organe bei den Buthidae im Zusammenhang steht mit ihrer im Vergleich zu den Chactidae hohen Entwicklung.

7) Der definitive Typus der Giftdrüsen bei den Scorpionidae hat sich augenscheinlich unabhängig von den Buthidae herausgebildet. Wie man wohl annehmen kann, haben wir es im gegebenen Falle mit einer diphyletischen Entstehung dieses Drüsentypus zu tun, gleich dem Bogentypus der Lungen bei den Skorpionen.

8) Für den phylogenetisch ältesten Typus müssen wir den Grundtypus der Drüsen ansehen.

St. Petersburg, im Dezember 1912.

Literaturverzeichnis.

1. **Berteux**, Le poumon d. Arachnides. La Cellule. T. V. 2. Fascic. 1889.
2. A. **Birula**, Miscellanea scorpiologica. IX. Ein Beitrag zur Kenntnis der Scorpionenfauna des Russischen Reiches und der angrenzenden Länder. Ann. d. Mus. Zoolog. d. l'Acad. Imper. d. Sc. d. St.-Pétersb. T. XVI. 1911.
3. E. **Blanchard**, L'organisation du règne animal. 1851—1859.
4. L. **Dufour**, Recherches anatomiques et observations sur le Scorpion roussâtre (occitanus). Journ. de phys. et hist. natur. T. LXXXIV. 1817.
5. — Sur l'anatomie du Scorpion. Compt. rend. Acad. de Science. T. XXXII. 1851.
6. — Observations sur l'anatomie des Scorpions. Ann. des scienc. natur. 3. Série. T. XV. 1851.
7. — Histoire anatomique et physiologique des Scorpions. Mémoir. présent. par divers savants à l'Académie des sciences. T. XIV. 1856.
8. **Ganin**, Entwicklungsgeschichte des Scorpions. Beilage zu den Protokollen der Universität Charkow. 1867. (Russisch.)
9. **Gervais** et **van Beneden**. Zoologie médicale. 1859.
10. **Joyeux-Laffuie**, Sur l'appareil venimeux et le venin du Scorpion. Comptes rend. de l'Acad. des sciences. 1882.
11. — Appareil venimeux et venin du Scorpion. Archiv. de Zoolog. expérim. 1883. Deuxième série. T. I.
12. **Kraepelin**, Scorpiones und Pedipalpi. Das Tierreich. 8 Lief. 1899.
13. L. **Launoy**, Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion (cellules à venin — cellules à enzyme). Ann. Sc. Nat. (8). T. XVIII. 1903.
14. M. **Laurie**, Notes on the Anatomy of some scorpions, and its bearing on the Classification of the Order. The Annals and Magaz. of Natur. Hist. (6. ser.) 1896. Vol. XVII.
15. — Further Notes on the Anatomy and Development of Scorpions, and their bearing on the Classification of the Order. Ibidem. Vol. XVIII.
16. — The Embryology of a Scorpion (Euscorpius italicus). Quart. Journ. of Microscop. Scienc. Vol. XXXI. 1890.
17. **Meckel**, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Scorpionen. 1808.
18. **Mocquin-Tandon**, Eléments de zoologie médicale. 1860.
19. J. **Müller**, Beiträge zur Anatomie des Scorpions. **Meckels** Arch. f. anat. u. phys. 1828.
20. S. **Péreyaslawzewa**, Contributions à l'histoire du développement du Scorpion (Androctonus ornatus). Ann. Sc. Nat. (9). T. VI. 1907.
21. **Poljansky**, Zur Embryologie des Scorpio indicus. Trav. d. l. Société Impér. des Natural. de St.-Pétersb. T. XXXIII. Livr. 4. 1904.
22. **Ray Lankester**, Trans. Zool. Soc. Vol. XI.
23. **Treviranus**, Über den inneren Bau der Arachniden. 1812.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

ag, Ausführgang;
ag_1, der Übergangsteil des Ausführganges;
ag_2, der eigentliche Ausführgang, inwendig mit einer Cuticula ausgekleidet;
c, chitinöse Cuticula;
ch, Chitin;
ep, Epithelzellen der Giftdrüse;
gd, Giftdrüse;
h, Hypodermis;
ho, Höhlung des Körpers;
m, eine Hülle aus quergestreiften Muskelfasern;
n, Kerne der Drüsenzellen;
s, Secret;
stz, Stützzellen.

Tafel X.

Fig. 1 u. 2. Geschlechtsdimorphismus der Giftdrüsen bei *Euscorpius italicus.*

Fig. 1. *Euscorpius italicus* ♂. Längsschnitt durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 2. *Euscorpius italicus* ♀. Längsschnitt durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 3 u. 4. Geschlechtsdimorphismus der Giftdrüsen bei *Hemiscorpion lepturus.*

Fig. 3. *Hemiscorpion lepturus* ♂. Längsschnitt durch das Postanalsegment Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 4. *Hemiscorpion lepturus* ♀. Längsschnitt durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 5. *Buthus eupeus.* Längsschnitt durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 6. *Centrurus gracilis.* Längsschnitt durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 1.

Fig. 7. *Euscorpius carpathicus.* Querschnitte durch das Postanalsegment. Reichert, Obj. 2, Oc. 2.

Fig. 8 u. 9. Geschlechtsdimorphismus der Giftdrüsen bei *Euscorpius italicus.*

Fig. 8. *Euscorpius italicus* ♀. Hälfte eines Querschnittes durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 9. *Euscorpius italicus* ♂. Hälfte eines Querschnittes durch das Postanalsegment. Zeiss, Ob. a*, Oc. 2.

Fig. 10. *Calchas nordmanni* ♂. Querschnitte durch die Giftdrüse. Reichert, Obj. 2, Oc. 2.

Fig. 11. *Hemiscorpion lepturus* ♂. Hälfte eines Querschnittes durch das Postanalsegment. Reichert, Obj. 2, Oc. 2.

Fig. 12. *Scorpio maurus.* Hälfte eines Querschnittes durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 13. *Butheolus scrobiculosus.* Querschnitte durch die Giftdrüse. Reichert, Obj. 2, Oc. 2.

Fig. 14 u. 15. Postembryonalentwicklung der Giftdrüsen bei *Buthus eupeus.*

Fig. 14. *Buthus eupeus,* erwachsen. Querschnitte durch das Postanalsegment. Reichert, Obj. 2, Oc. 2.

Fig. 15. *Buthus eupeus* var. *thersites* juv. Hälfte eines Querschnittes durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. AA, Oc. 4.

Fig. 16 u. 18. Postembryonalentwicklung der Giftdrüsen bei *Buthus australis.*

Fig. 16. *Buthus australis* juv. Querschnitte durch die Giftdrüse. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 17. *Buthus australis* juv., aber etwas älter als der vorige. Querschnitte durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 18. *Buthus australis,* erwachsen. Querschnitte durch das Postanalsegment. Zeiss, Obj. a*, Oc. 2.

Fig. 19. *Centrurus gracilis.* Querschnitte durch die Giftdrüse. Zeiss, Obj. a*, Oc. 4.

Tafel XI.

Fig. 20. *Euscropius carpathicus.* Übergang der Giftdrüse in den Ausführgang. Zeiss, Obj. AA, Oc. 2.

Fig. 21. *Euscorpius carpathicus.* Teil eines Längsschnittes durch die Epithelschicht der Giftdrüsenwandung. In den Drüsenzellen sind Secretkörner zu sehen. Zeiss, Obj. DD, Oc. 4. Sublimat-Essigsäure, Safranin, Pikrinsäure.

Fig. 22. *Euscorpius carpathicus.* Oberflächlicher Teil der Drüsenzellen. Es ist das Eintreten des Secretkörner in die Höhlung der Drüse zu sehen. Zeiss, Obj. DD, Oc. 4. Heidenhainsches Eisenhämatoxylin.

Fig. 23. *Euscorpius carpathicus.* Querschnitte durch die Epithelschicht der Drüse. Zwischen den mit Secret angefüllten Drüsenzellen sind die Kerne der Stützzellen zu sehen. Zeiss, Obj. DD, Oc. 4. Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 24. *Euscorpius carpathicus.* Längsschnitt durch den Anfangsteil des eigentlichen Ausführganges. Zeiss, Obj. DD, Oc. 4. Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 25. *Euscorpius mingrelicus.* Querschnitte durch das Postanalsegment des Postabdomens eines neugeborenen Scorpions. Die Giftdrüsen werden durch kompakte Gruppen embryonaler Zellen gebildet. Zeiss, Obj. DD, Oc. 1. Safranin, Pikrinsäure.

Fig. 26. *Euscorpius mingrelicus.* Querschnitte durch den distalen Abschnitt des Stachels eines neugeborenen Scorpions. Man sieht die Ausführgänge von zwei Giftdrüsen. Zeiss, Obj. DD, Oc. 2. Safranin, Pikrinsäure.

Fig. 27. *Euscorpius germanus* juv. Querschnitte durch ein Postanalsegment im Niveau des größten Durchmessers der Giftdrüse. Zeiss, Obj. AA, Oc. 4. Alkohol, Safranin, Pikrinsäure.

Fig. 28—31. *Euscorpius germanus,* etwas älter. Querschnitte durch ein Postanalsegment. Alkohol. Heidenhainsches Eisenhämatoxylin. Zeiss, Obj. DD, Oc. 1.

Fig. 28. Hälfte eines Schnittes im Niveau des größten Durchmessers der Giftdrüse.

Fig. 29. Schnitt im Niveau des Anfanges der Ausführgänge. Der rechte Gang ist an seiner Übergangsstelle, der linke aber da getroffen, wo er mit Chitin ausgekleidet ist.

Fig. 30. Schnitt durch den distalen Abschnitt des Stachels.

Fig. 31. Teil einer Giftdrüse desselben Scorpions in der Nähe des Ausführganges. In den Zellen sind Secretkörner enthalten. Zeiss, Obj. DD, Oc. 4.

Fig. 32. *Palamnaeus indicus.* Junger Scorpion. Hälfte eines Querschnittes durch das Postanalsegment. Die Drüsenwand weist noch keine Falten auf. Zeiss, Obj. DD, Oc. 1. Alkohol, Safranin, Picrinsäure.

Fig. 33. *Palamnaeus indicus.* Teil einer Giftdrüse derselben Scorpions. Zeiss, Hom. Imm. 1/12, Oc. 4. Safranin, Pikrinsäure.

Fig. 34. *Buthus crassicauda.* Hälfte eines Querschnittes durch das Postanalsegment eines ausgebildeten Embryos. Zeiss, Obj. C, Oc. 1. Färbung nach Dominici.

Fig. 35. *Buthus crassicauda.* Längsschnitt durch das Postanalsegment eines ausgebildeten Embryo. Zeiss, Obj. AA, Oc. 2. Hämatoxylin, Eosin.

Fig. 36 u. 37. *Buthus crassicauda.* Teil einer Giftdrüse desselben Scorpions. Man sieht die Differenzierung der Stützzellen sowie die Kinesen. Zeiss, Hom. Imm. 1/12, Oc. 4. Färbung nach Dominici.

Fig. 38. *Euscorpius carpathicus.* Ein Längsschnitt der Muskelhülle der Giftdrüse. Zeiss, Obj. DD, Oc. 4. Heidenhainsches Eisenhämatoxylin.

Die erste Entstehung der Randsichel, der Archistomrinne und der Urmundplatte am Embryonalschild der Ringelnatter (Tropidonotus natrix Boie).

Von

E. Ballowitz

in Münster i. W.

Mit 2 Figuren im Text und Tafel XII, XIII.

In meinen früheren Abhandlungen über die ersten Entwicklungsvorgänge am Schlangenei (1901—1904)[1] habe ich eine am hinteren Rande des Embryonalschildes auftretende Randsichel insbesondere im Flächenbilde eingehend beschrieben. Am Ringelnatterkeim ist sie am deutlichsten ausgeprägt und tritt hier als schmaler, weißlicher, undurchsichtiger Saum in die Erscheinung, der zugleich an der Oberfläche eine Spur hervorragt. Wie die Textfig. 1 zeigt, wird dieser Rand sehr auffällig und ist schon an dem intakten Ei als weißliche, mehr oder weniger gebogene Sichel mit bloßem Auge sofort wahrnehmbar; ihre Convexität ist nach hinten, ihre Concavität nach vorn gerichtet. Die Länge der Randsichel, in der geradlinigen Verbindung ihrer beiden Enden als Bogensehne gemessen, ist recht beträchtlich und beläuft sich auf $1^1/_2$ bis sogar etwas über 3 mm, im Durchschnitt etwa 2 mm.

An der Sichel entsteht alsbald die flache Archistomrinne von der gleichen Biegung wie die Randsichel selbst, eine Bildung, welche schon von Will[1] erwähnt und als Sichelrinne bezeichnet wird. Textfigur 2 führt Sichel und Rinne in einem typischen Beispiel am hinteren Rande eines ovalen Embryonalschildes in charakteristischer Ausbildung vor. Diese Archistomrinne ist bei der Ringelnatter eine schnell vorübergehende Bildung; nur ihr mittlerer Teil vertieft sich zum Prostom und macht alle die von mir näher beschriebenen Umwandlungen durch, während ihre nächste Umgebung sich zur Urmundplatte verdickt.

---

[1] E. Ballowitz, Die Gastrulation bei der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* Boie) bis zum Auftreten des Falterform der Embryonalanlage. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX, 1901.

Derselbe, Ein Kapitel aus der Entwicklungsgeschichte der Schlangen. Die Schicksale des Urmunds bei der Kreuzotter und der Ringelnatter. Vortrag, gehalten auf der 15. Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Bonn vom 26.—29. Mai 1901, Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft 1901.

Derselbe, Die Entwicklungsgeschichte der Kreuzotter (*Pelias berus* Merr.). Teil I. Jena, Verlag von G. Fischer, 1903. Vgl. auch E. Ballowitz, Die Gastrulation bei der Blindschleiche. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIII, 1905.

Textfig. 1.

Embryonalschild von einem Keim der Ringelnatter mit charakteristisch ausgebildeter Randdrüse.

Textfig. 2.

Embryonalschild von einem Keim der Ringelnatter mit Randsichel und Archistomrinne in charakteristischer Ausbildung.

Da mir von diesen Stadien damals eine große Anzahl (26 Stück) zur Verfügung standen, benutzte ich einen Teil der Ringelnatterkeime, um sie der Länge nach in Serien zu zerlegen und die ersten Anfänge der Bildung der Randsichel der Urmundplatte und der Archistomrinne festzustellen. Die Resultate dieser Untersuchung fixierte ich damals in einer Anzahl genauer Abbildungen. Durch Berufsgeschäfte und meine Versetzung nach Münster wurde ich aber zu meinem Bedauern bis jetzt verhindert, diese Untersuchungen zu veröffentlichen. Erst kürzlich konnte ich Gelegenheit nehmen, die Präparate noch einmal durchzusehen und den Text druckfertig zu machen.

Zur nachträglichen Veröffentlichung der Abbildungen werde ich nun durch verschiedene Umstände veranlaßt.

---

[1] Vgl. die kleine, aber inhaltreiche Mitteilung von L. Will, Über die Verhältnisse des Urdarms und die Canalis neurentericus bei der Ringelnatter (Tropi*donotus natrix*). Biologisches Centralblatt, Bd. XIX. Nr. 12. 1899.

Zunächst sind diese frühen Entwicklungsstadien recht schwierig zu erlangen, und es ist ein besonderer Glückszufall, wenn man in den Besitz einer größeren Anzahl von ihnen kommt. So erklärt sich wohl, daß O. HERTWIG[1] in seinem »Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere« bei Abhandlung der ersten Entwicklung und Keimblattbildung der Reptilien das Randsichelstadium garnicht erwähnt; jedenfalls haben ihm bei seinen und GERHARDTS[2] Untersuchungen der Schlangenentwicklung diese Stadien nicht vorgelegen. Auch variiert die Randsichel hinsichtlich ihrer Ausbildung, wie ich Ähnliches auch von dem späteren Prostomstadium[3] nachgewiesen habe.

Sodann ist die Randsichel die erste Veränderung, die an dem Embryonalschild auftritt, und liefert die ersten Anfänge zur Bildung der so wichtigen Urmundplatte. Wegen ihres frühen Auftretens und der überaus charakteristischen, von den übrigen Urmundphasen so abweichenden Biegung der Randsichel und Archistomrinne bin ich geneigt, diesen Bildungen noch eine besondere Bedeutung beizulegen. In meiner Monographie über die Entwicklung der Kreuzotter habe ich darüber auf Seite 176 gesagt: »Als erste Gastrulationsphase habe ich bei den Schlangen die Randsichel und die Archistomrinne beschrieben. Ihre Lage unmittelbar am hinteren Rande des Embryonalschildes, ihre charakteristische Krümmung, ihre bedeutende Ausdehnung, wenigstens am Natterkeim, legen mir den Gedanken nahe, daß es sich hier um eine palingenetische Reminiscenz an Entwicklungsformen handelt, welche dem Gastrulationstypus der Selachier nahe stehen.«

Da die Randsichel der unmittelbare Vorläufer der Urmundplatte ist, kann auch die Herkunft des Zellmaterials der Urmundplatte, worüber bei den Autoren noch Meinungsverschiedenheiten bestehen, nur durch das Studium des Randsichelstadiums genauer festgestellt werden.

---

[1] O. HERTWIG, Die Lehre von den Keimblättern. Drittes Kapitel von Bd. I, Teil I des Handbuches der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. HERTWIG, Jena 1906, S. 818 und folgende.

[2] U. GERHARDT, Die Keimblattbildung bei *Tropidonotus natrix*. Mit einem Vorwort von O. HERTWIG. Anatomischer Anzeiger, Bd. XX, Nr. 10 und 11, vom 26. November 1901.

Derselbe, Nachtrag zu der Abhandlung »Über die Keimblätterbildung bei *Tropidonotus natrix*.« Anatomischer Anzeiger, Bd. XX, Nr. 22 vom 22. Februar 1902.

[3] E. BALLOWITZ, Urmundbilder im Prostomstadium des Blastoporus bei der Ringelnatter. Archiv für Anatomie u. Physiologie, Anatomische Abteilung. 1902.

Diese Erwägungen haben mich veranlaßt, die Resultate der schon vor so langer Zeit abgeschlossenen Untersuchungen in der folgenden Mitteilung als Ergänzung zu meiner Abhandlung über die Gastrulation der Ringelnatter[1] doch noch zu veröffentlichen.

Alle Abbildungen der beiden Tafeln stellen Sagittalschnitte durch die Randsichel und ihre Nachbarschaft mit der unmittelbar darunter gelegenen Zellenmasse dar und sind nach Serienschnitten bei 220facher Vergrößerung (Zeiss, Obj. D, Ocular 2) gezeichnet. An dem einen Ende der Durchschnitte geht die Sichel unmittelbar in das Schildepithel, am andern Ende in das dünne Blastoderm über.

Das Material wurde lebensfrisch mit Eisessig-Sublimat (5% Eisessig) fixiert und nach den Methoden weiter behandelt, welche ich in meinen früheren Abhandlungen über Reptilienentwicklung angegeben habe.

Die Fig. 1—3 der Taf. XII stammen von einem Keim, an welchem eben erst die Randsichel in die Erscheinung trat. Der Embryonalschild war fast kreisrund und maß 3 mm im medianen Durchmesser. Die Randsichel entbehrte im Flächenbilde noch jeder Andeutung der Archistomrinne und hatte in der geradlinigen Verbindung ihrer beiden Enden ein Ausmaß von etwas über 2 mm. Von den drei dargestellten Schnitten der Serie sind Fig. 1 und 3 durch die sich verschmälernden Enden der Sichel, Fig. 2 dagegen durch deren Mitte gefallen. In diesen drei Abbildungen können, wie auch in allen übrigen der beiden Tafeln, zwei Zellschichten unterschieden werden, das oberflächliche Ectoderm des Embryonalschildes und darunter der Dotterentoblast. Das Schildepithel ist noch dünn und anscheinend der Hauptsache nach noch einschichtig, doch lagern die Kerne darin in mehreren unregelmäßigen Reihen. Die Schildoberfläche erscheint glatt, seine dem Dotterentoblast zugewandte Unterfläche dagegen etwas unregelmäßig.

Am hinteren Rande im Bereich der Sichel verdichtet sich das Schildepithel und wird mehrschichtig. Dabei nehmen die Zellen der mittleren und unteren Lagen eine mehr rundliche oder auch unregelmäßige Form an. An den seitlichen Enden (Fig. 1 und 3) ist die Verdickung nur gering, stärker dagegen in der Mitte (Fig. 2). Die die Verdickung verursachende Zellmasse springt lediglich nach unten vor und bildet hier einen Wulst, der besonders in der Mitte der Sichel ansehnlich wird. An der Unterfläche dieses Wulstes ragen kleinere und größere abgerundete Höcker vor; dadurch wird die untere Fläche der Sichel unregelmäßig. Die obere Fläche der Verdickung dagegen ist eben und glatt; die Schildoberfläche setzt sich über die Sichelgegend nur in ganz leichter Wölbung in das hinter dem Schild gelegene Blastoderm fort. Von der Archistomrinne ist auch in den Serienschnitten noch keine Spur vorhanden.

---

[1] Da die Publikation dieser vorliegenden Mitteilung schon vor Jahren von mir vorbereitet und beabsichtigt war, ist sie schon in meiner Monographie über die Entwicklung der Kreuzotter Seite 93 in der Anmerkung unter **) versehentlich erwähnt worden.

Nach vorn geht die Randverdickung direkt in das Schildepithel, nach hinten in das dünne, einschichtige, hinter dem Schild gelegene Blastoderm über. Dieser Übergang findet seitlich (Fig. 1 und 3) meist allmählich, in der Mitte dagegen (Fig. 2) ziemlich schnell statt.

Der Dotterentoblast bildet auf diesem Stadium eine unregelmäßige dünne Lage locker miteinander verbundener Zellen. Nach unten gegen den Dotter hin hängt diese Zellenlage mit den bekannten, oft netzförmig verbundenen Zellsträngen zusammen, welche am Schlangenkeim in äußerst reichlicher Ausbildung vorhanden und für diesen charakteristisch sind. Unter dem Schilde liegt der Dotterentoblast meist der Unterfläche dicht an, oft so dicht, daß man den Eindruck gewinnt, daß Elemente des Dotterentoblastes in das Schildepithel eindringen und sich damit vereinigen, worauf schon L. Will (l. c.) aufmerksam gemacht hat.

Im Bereich der Randsichel hat sich an diesem Keim der Dotterentoblast etwas von der Unterfläche des Ectoderms abgehoben, so daß zwischen beiden ein Spaltraum besteht. In diesem Raum liegen, wie die Abbildungen zeigen, isolierte Zellen, deren Zahl etwas wechselt. Die meisten dieser Zellen bieten ein von den übrigen Entoblastelementen abweichendes Aussehen dar. Zunächst sind sie von verschiedener Größe; die größten kommen den gewöhnlichen Elementen des Dotterentoblastes gleich, viele sind aber auch wesentlich kleiner. Vor allem fällt aber das Aussehen ihrer Kerne auf. Die Kernmasse ist nämlich in den meist rundlichen Zellen geschrumpft und oft in mehrere getrennte Kernpartikel zerfallen. Die Kernbröckel sind intensiv gefärbt und zeigen die Merkmale der Pyknose und des Zerfalls. In den kleineren Zellen ist oft nur ein winzig kleines, intensiv gefärbtes Kernstückchen vorhanden; das letztere kann aber auch fehlen, so daß die runden Gebilde Dottertröpfchen ähnlich sehen. Solche, die Merkmale des Zerfalls zeigenden Elemente, habe ich außer an dieser Stelle auch sonst dicht unter dem Keim zwischen den Zellen des Dotterentoblastes angetroffen; so finden sie sich auch zwischen dem Schildepithel und dem dicht angelagerten Dotterentoblast.

Ich glaube demnach annehmen zu müssen, daß unter dem Schild zahlreiche Zellen des Dotterentoblastes zerfallen und dadurch Nährmaterial für den wachsenden Keim liefern. Überhaupt gewinne ich den Eindruck, von allem andern abgesehen, daß das reichliche Zellenmaterial dieser Entoblaststränge, außer Bildungszellen zu liefern, auch die Aufgabe hat, die Ernährung des Keimes zu vermitteln. Je näher dem Dotter die Stränge liegen, um so dotterreicher erscheinen die Zellen, um so größer sind die Dottertröpfchen in ihnen, um so größer sind auch die Zellen selbst. Dieser Dotterinhalt wird nach vielfacher mitotischer Teilung der Zellelemente um so feinkörniger, so daß die unter dem Keim oberflächlicher gelegenen Zellen meist nur feinkörnigen Dotter führen; dazwischen liegen aber auch oft noch Zellen mit gröberen Dotterschollen. Auch das Schildepithel ist in der tieferen Lage dotterhaltig und läßt kleine Dotterkörnchen erkennen.

Es sei noch bemerkt, daß dieser Keim durchaus den Eindruck eines lebensfrischen machte und zahlreiche Mitosen enthielt.

Die Schnitte der Fig. 4 und 5 sind einer Serie durch einen Keim entnommen, welcher dem der vorigen Serie fast glich. Der mehr kreisrunde Schild besaß einen Durchmesser von 3 mm und ließ an seinem hinteren Rande ein fast $2^3/_4$ mm lange, schmale Sichel deutlich erkennen. Die Oberfläche des Schildes in der Sichelgegend war noch fast glatt, nur seitlich schien die erste Spur einer Archistomrinne vorhanden zu sein (Fig. 5).

In der Mitte der Sichel (Fig. 4) ist die Epithelverdickung des hinteren Schildrandes schon ein wenig stärker geworden und ragt nach unten in Form mehrerer abgerundeter Höcker vor. Auch hier hat sich der Dotterentoblast von der Sichel ein wenig abgelöst und zieht als dünne, etwas diskontinuierliche Lage darunter hinweg. In dem Spaltraume finden sich in manchen Schnitten vereinzelte entoblastische Zellen mit degeneriertem Kern, ebenso unter dem Schild, doch sind sie im allgemeinen in diesem Keim nur spärlich. Ihr Vorkommen variiert mithin: in manchen Keimen dieser Stadien habe ich sie überhaupt vermißt.

Mitosen kommen im Dotterentoblast sehr zahlreich zur Beobachtung.

Die äußerlich als schmaler, weißlicher Saum erkennbare Randsichel erscheint hier also lediglich durch die Wucherung und Verdickung des Schildepithels hervorgerufen.

Gegen die seitlichen Enden der Sichel (Fig. 5) wird die Schildverdickung dünner, und der Dotterentoblast legt sich der Unterfläche des Entoderms dicht an. Die Anlagerung ist oft so intim, daß man wieder den Eindruck gewinnt, daß Dotterentoblastelemente in den Verband der Ectodermzellen eintreten. Das wird besonders deutlich, wenn diese Entoblastzellen stärker dotterhaltig sind. So sehen wir in dem Schnitt (Fig. 5) an einer Stelle eine Reihe von stärker dotterhaltigen Entoblastzellen dem Schildepithel dicht angelagert, wobei sich eine Entoblastzelle in eine Lücke zwischen den Epithelzellen einschiebt.

Der Dotterentoblast bildet wie in der vorigen Serie auch hier unter dem Schild eine kontinuierliche Lage, die in diesem Keim dünner erscheint und sich der Schildunterfläche unmittelbar anlegt. Die oben beschriebene Ablösung war nur im Bereich des mittleren Teiles der Sichel erfolgt. Diese Dotterentoblastzellen werden dort, wo sie nicht einander direkt anliegen, durch zarte Zellfortsätze miteinander verbunden und zusammengehalten.

Auch noch der nächste Keim mit den in Fig. 6 der Taf. XII und Fig. 7 der Taf. XIII abgebildeten Durchschnitten zeigt eine glatte Oberfläche ohne jede Spur einer Rinne. Die Epithelverdickung der Sichel war sogar noch etwas dünner als in den vorigen Präparaten, konnte indessen doch schon als weißlicher Streifen im Oberflächenbilde eben wahrgenommen werden. Der ovale Schild maß der Länge nach gegen 3 mm, die Randsichel 2 mm.

Fig. 6 der Taf. XII hat das eine Ende der Randsichel getroffen und zeigt unter dem Ectoderm eine kontinuierliche Lage von Dotterentoblastzellen, die dort, wo sie sich nicht direkt berühren, durch dünne, zarte Protoplasmafortsätze zusammengehalten werden. Ein solches gut ausgeprägtes Dotterentodermblatt war bereits unter dem ganzen Schilde und auch unter dem Blastoderm vorhanden. Hier und da bestand es stellenweise auch aus zwei bis drei Zellagen, besonders an den Anheftungsstellen der zahlreichen dünneren und dickeren Dotterentoblaststränge; die letzteren schütten oft förmlich ihren Inhalt in den Raum zwischen Ectoderm und Dotterblatt aus.

Das Schildepithel der Fig. 6 ist im Bereiche der Sichel nur schwach verdickt, besitzt hier aber schon eine höckerige Unterfläche.

Im mittleren Teil der Sichel erschien das Epithel in der Serie nicht viel dicker, als seitlich. In diesem mittleren Teil verlor die

Dotterentoblastlage an manchen Stellen ihre bestimmte Abgrenzung, legte sich der Unterfläche der Randverdickung des Schildes dicht an und schien zum Teil in diese überzugehen. Noch mehr war dies der Fall an dem andern Ende der Sichel, wie Fig. 7 der Taf. XIII illustriert. Man stellt fest, daß sich hier die Dotterentoblastzellen dem Epithel unmittelbar angelagert haben und nicht davon getrennt werden können; beide Lagen scheinen mithin ineinander überzugehen. Das war in zahlreichen, aufeinanderfolgenden Schnitten dieser Serie der Fall. In der Figur ist schwer zu entscheiden, welche von diesen Zellen vom Epithel und welche vom Dotterentoblast stammen. Nur der stärkere Dottergehalt mancher Zellen gibt ein Unterscheidungsmerkmal an die Hand, da diese Zellen wohl unzweifelhaft vom Dotterentoblast herrühren. Das gilt für die vier dotterhaltigen Zellen der Abbildung, welche im Begriff stehen, sich dem Zellverbande der Randsichel einzufügen.

Diese Serie läßt demnach erkennen, daß der Dotterentoblast sich schon von Anfang an bei der Bildung der Randverdickung am Schilde beteiligen kann.

Während in den vorigen Präparaten die Oberfläche des Keimes am hinteren Schildrand noch ganz eben war, und kaum die Andeutung einer Erhebung zeigte, tritt in den Stadien, deren Schnittblider jetzt untersucht werden sollen, eine der Randsichel entsprechende hügelartige, wenn auch nur niedrigeErhebung deutlich hervor; auch kommt die erste Andeutung der Archistomrinne zur Beobachtung.

An dem Keim, dem das Schnittbild Fig. 8 entnommen ist,war diese ein wenig hervorragende, weißliche Stelle 1 mm lang (mit dem Zirkel unter der Lupe gemessen) und nur noch wenig gebogen, fast quergestellt. Die sichelförmige Randverdickung ist daher in diesem Präparat dadurch schon reduziert, daß ihre seitlichen Enden eingegangen sind, und ihre Länge verringert wurde. Von einer Archistomrinne ist im Oberflächenbild nur bei bestimmtem Lichteinfall die erste Spur zu entdecken.

Die Untersuchung der Serie ergibt, daß das Dotterblatt überall als geschlossene Lage vorhanden ist und sich auch unter die Randverdickung hinweg erstreckt; nicht selten ist es zwei- bis mehrschichtig. Nach unten hängen mit ihm zahlreiche, verschieden dicke, sich hier und da netzig mit einander verbindende Zellstränge zusammen.

Das Dotterblatt hat sich ein wenig, doch nicht so sehr, wie in den Fig. 1—3, von dem Ectoderm abgelöst. In diesem Spaltraum liegen wieder zahlreiche größere und kleinere Rundzellen mit dem Anzeichen des Zerfalls und mit Kernbröckeln im Inneren; solche Elemente werden auch unterhalb des Dotterblattes zwischen den Zellsträngen selbst hier und da angetroffen.

Der Schnitt der Fig. 8 verläuft in der Nähe der Medianlinie des Keimes und zeigt an der Oberfläche einen sehr deutlichen, flachen, der Randverdickung entsprechenden Hügel; vor dem letzteren ist eine ganz flache Vertiefung sichtbar. Das Zellmaterial dieser Schildverdickung besteht zum größten Teil aus rundlichen oder auch unregelmäßigen Zellen, welche sich nach unten hin in ihrem Zusammenhange auflockern. Diese Zellenmasse geht nun ohne jede Grenze in die ähnlich gestalteten Elemente des Dotterentoblastes über und hängt damit zusammen, so daß man nicht sagen kann, welche Zellen vom Ectoderm und welche vom Dotterentoblast stammen. Das Dotterentoblastblatt selbst ist als geschlossene Membran unter dem Sichelrande zu verfolgen und setzt sich rechts in das Dotterblatt unter dem Blastoderm, links in dasjenige unter dem Schilde fort. Die nach oben davon gegen das Ectoderm gelegenen Zellen des Dotterentoblastes sind es, welche mit dem Zellenmaterial der Randverdickung zusammenhängen und sich ihm assoziieren. Nach unten geht, wie oft im Bereich der Randverdickung, vom Dotterblatt ein dickerer Zellstrang aus. Die Zellen dieser Stränge lagern sich gewöhnlich an der Oberfläche der Stränge zu einer membranartigen Lage zusammen, ähnlich dem Dotterblatt selbst. Sind die Stränge nur dünn, so bestehen sie ganz oder teilweise nur aus dieser Zellenmembran. In den dickeren Strängen findet sich aber noch ein zelliger Inhalt, wie der Zellstrang der Fig. 8 erkennen läßt.

Dieser Inhalt geht nun dort, wo die Stränge mit dem Dotterblatt zusammenhängen, in den Raum zwischen Dotterblatt und Ectoblast über, er wird, wie oben schon geschildert, hier gewissermaßen ausgeschüttet. Es ist daher anzunehmen, daß auch der ganze Zelleninhalt des Zellstranges der Fig. 8 sich noch gegen die Verdickung hin ergossen und sich mit dem Zellmaterial der Randsichel vereinigt hatte.

Hervorheben will ich noch, daß sich unterhalb der aufgelockerten Randverdickung die zarte als Membrana prima bezeichnete Grenzmembran nicht nachweisen läßt, während sie, besonders in dieser Serie, weiter nach vorn unter dem Schildepithel deutlich zu erkennen war; sie hatte sich hier auf kleinen Strecken abgelöst und etwas blasenartig abgehoben.

Ähnliche Bilder, wie in Fig. 8, fanden sich in dieser Serie an zahlreichen Stellen. Dazwischen lagen aber auch Partien, in denen die Unterfläche der Randverdickung scharf begrenzt und von dem Dotterblatt deutlich abgesondert war. Solche Schnitte ähnelten denen der Fig. 2 und 4 der Taf. XII, nur daß in der Serie der Fig. 8 das Dotterblatt als geschlossene Membran deutlicher ausgebildet war.

Aus diesen Befunden geht unzweifelhaft hervor, daß das Zellenmaterial der Randverdickung und späteren Primitivplatte nicht allein ectodermatischer Herkunft ist und durch Wucherung des Schildepithels entsteht, sondern daß sich ihm auch Elemente des Dotterentoblastes in wechselnder Menge früh beigesellen. Der Dotterentoblast, welcher bei der rudimentären Beschaffenheit der Gastrulaeinstülpung auch sonst überall zur Ergänzung herangezogen wird, dient schon von vornherein dazu, um das Ectoderm und die Urmundplatte zu ergänzen und hier mit Zellenmaterial auszuhelfen.

Diese Tatsache wird auch durch die Fig. 9, 10 und 11 der Taf. XIII erhärtet.

Fig. 9 ist ein Sagittalschnitt durch den mittleren Teil eines Keimes, welcher sich auf ziemlich gleicher Entwicklungsstufe befand wie der vorige der Fig. 8. Wir finden daher an der Oberfläche des Schnittes einen niedrigen der Zellenwucherung der Randsichel entsprechenden Hügel und davor eine ganz flache Furche, als erste Andeutung der Archistomrinne. Die Randsichel war im Oberflächenbild mehr entfaltet als in dem vorigen Präparat.

Das Studium der Serie lehrte, daß der Dotterentoblast unter dem Schilde und seiner Randverdickung sowie unter dem benachbarten Blastoderm überall eine geschlossene Zelllage mit davon dotterwärts abgehenden Zellsträngen bildet. Unter dem Schilde liegt die Entoblastmembran dem Ectoderm dicht an. Unter der Randsichel dagegen hat sie sich in ganzer Ausdehnung der Sichel und deren Nachbarschaft etwas von dem Ectoderm abgelöst. Wie die Fig. 9 zeigt, ist dadurch ein schmaler Spaltraum zwischen den beiden Keimblättern entstanden, ähnlich dem der Figuren 1 und 3 der Taf. XII, nur mit dem Unterschiede, daß in Fig. 9 der Dotterentoblast eine deutliche, zusammenhängende Membran bildet. Wie im Keim der Fig. 1—3 finden sich in dem Spaltraum wieder zahlreiche meist kleine Zerfallzellen mit Kernbröckeln.

Im Bereich der Ablösung ist in dieser Serie die Unterfläche der Randsichel in ihrer ganzen Ausdehnung im allgemeinen scharf begrenzt und ragt in den Spaltraum vor. Nach diesen Präparaten gewinnt man daher den Eindruck, daß die Randsichel in erster Linie durch Verdickung des ectodermatischen Schildepithels entsteht. Hier und da trifft man an der Unterfläche aber doch vereinzelte Zellen an, die durch ihren starken Dottergehalt ihre Herkunft aus dem Dotterentoblast verraten und die sich dem Sichelepithel dicht angelagert haben. Fig. 9 zeigt eine solche Stelle mit dotterhaltigen Zellen, die im Begriff sind, sich dem Ectoderm zu assoziieren. Immerhin sind in dieser Serie derartige Stellen nur spärlich und ist, wie gesagt, die Unterfläche der Randsichelverdickung meist scharf begrenzt.

Im Gegensatz hierzu stehen die Serien der Fig. 10 und 11. Sie gehören einem Keime an, der auf einer noch früheren Entwicklungsstufe als der vorige stand und die ersten Anfänge der Randsichelbildung zeigte; die letztere war indessen im Oberflächenbilde schon zu erkennen.

Auch an diesem Keim ließ sich im Bereich des in den Schnitt gefallenen Blastoderms und des Schildes eine gut abgesetzte Dotterentoblastmembran bereits feststellen. Nur unter der Randsichel, die an der Oberfläche eine leichte hügelartige Erhebung hervorrief, fehlte die deutliche Abgrenzung. Statt dessen war hier fast in der ganzen Serie nur eine unregelmäßige Zellmasse vorhanden, die meist direkt mit dem Epithel der Randverdickung zusammenhing. Da die Zellen sich ihrer Form und Größe nach glichen, konnte oft nicht gesagt werden, welche Zellen vom Dotterentoblast, und welche vom Schildectoderm stammten; nur der größere Dottergehalt dokumentierte die entoblastische Herkunft. Der Schnitt der Fig. 10 ist mehr durch die Mitte der Randsichel gefallen, derjenige der Fig. 11 durch ihr eines Ende. In Fig. 10 hängen mit dem nur undeutlich begrenzten Sichelepithel Zellschwärme zusammen, welche unzweifelhaft entoblastischer Herkunft sind. Diese werden nach unten durch eine Lage mehr dotterhaltiger Entoblastzellen begrenzt, welche an den Seiten in den Dotterentoblast unter dem Schild und dem Blastoderm übergeht. Sehr wahrscheinlich schließen sich diese dotterhaltigen Zellmassen später zur Dotterentoblastmembran zusammen, während die darüber gelegenen Entoblastzellen sich dem Epithel der Randverdickung hinzugesellen. Das Letztere wird ganz deutlich in Fig. 11, wo wir zahlreiche stark dotterhaltige Zellen in engstem Verband mit dem unregelmäßig begrenzten Sichelepithel antreffen. Derartige Bilder können doch nur in der Weise gedeutet werden, daß hier Elemente des Dotterentoblastes in den Verband des Schildectoderms am hinteren Schildrande eintreten und sich ihm assoziieren.

Aus den obigen Mitteilungen ergaben sich mithin die folgenden wesentlichen Resultate:

1) Als Vorläufer der Urmundplatte tritt zuerst die Randsichel auf und bildet sich aus, ohne daß zunächst eine Spur der Archistom-

rinne vorhanden ist; die letztere entsteht erst später an und unmittelbar vor der Randverdickung.

2) Schon im Stadium der Schildbildung und der ersten Anfänge der Randverdickung ist unter dem Schild und dem Blastoderm eine Lage des Dotterentoblastes vorhanden, welche zeitweise nur unter der Randverdickung infolge der Anlagerung von Dotterentoblastzellen an letztere undeutlich wird. Demnach ist nicht zutreffend, wenn GERHARDT (l. c. S. 248—249) sagt, daß »die Primitivplatte bereits vorhanden ist, bevor das Entoderm als überall deutliche Zellenlage ausgebildet ist«, und daß das Entoderm »als deutliches Blatt von der Primitivplatte aus seinen Ursprung nimmt«.

3) Das Zellenmaterial der Randsichel und damit der späteren Urmundplatte wird nicht nur von dem Schildectoderm, sondern auch vom Dotterentoblast durch Anlagerung von Dotterentoblastzellen geliefert. Wir finden mithin durch die besprochenen Abbildungen bestätigt, was ich schon in meiner Arbeit über die Gastrulation der Ringelnatter ausgesprochen habe, auch die Angabe, daß die Association der Dotterentoblastzellen zunächst nicht in ganzer Ausdehnung des später als Sichel hervortretenden Randes stattfindet, sondern nur stellenweise. »Dazwischen sind dann wieder ohne Regelmäßigkeit Stellen, an welchen das Schildepithel gegen das Entoderm abgegrenzt erscheint. Die Einwanderung scheint demnach anfangs schubweise zu erfolgen, wobei die Zellstränge des entodermatischen Netzgerüstes gewissermaßen als zuführende Zellströme fungieren und das Zellmaterial liefern. Das Primäre wäre also das verdickte Schildepithel, in welches dann sekundär die Invasion der Entodermzellen stattfindet, deren Produkt die Stomaplatte wird.«

L. c. S. 687 »Die Faktoren, welche die Urmundplatte als solche in den ersten Anfängen entstehen lassen sind demnach:

1) eine Ein- und Anlagerung von Entodermzellen,

2) eine Verdickung des Schildepithels,

3) der Umstand, daß das Ectodermepithel an dieser Stelle seinen epithelialen Charakter verliert. Nur in erster Zeit sind hier die oberflächlichen Zellen noch palissadenartig nebeneinander angeordnet, ohne sich aber nach innen von der übrigen Zellenmasse abzusetzen.«

Auch diese Veränderungen im Epithel zeigen bereits die meisten Figuren der Taf. XII und XIII.

Dieses gemischte Zellenmaterial vermehrt sich alsdann durch massenhafte mitotische Teilung und läßt auf solche Weise die später so ansehnliche Urmundplatte entstehen, deren unterste Zellage sich als Entodermblatt mehr oder weniger deutlich abhebt.

Bei der Kreuzotter findet ein noch reichlicheres Zuströmen von Entoblastzellen und eine noch größere Auflockerung des Randepithels statt, wenn auch die Randsichel selbst im Oberflächenbild nicht so bestimmt hervortritt als bei der Ringelnatter.

Münster i. W., im Oktober 1912.

Erklärung der Abbildungen.

Vorbemerkungen.

Alle Figuren stellen Sagittalschnitte durch den hinteren Schildrand und den benachbarten Teil des Blastoderms nebst dem darunter gelegenen Dotterentoblast dar und sind Serien durch Keime der Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* Boie) entnommen. Die Verdickung des hinteren Schildrandes entspricht der Randsichel. Das Material wurde mit konzentrierter Eisessig-Sublimatlösung (5% Eisessig) fixiert.

Sämtliche Abbildungen der beiden Tafeln sind bei 220facher Vergrößerung (Zeiss, Obj. D, Ocular 2) gezeichnet.

Tafel XII.

Fig. 1—3. Zu der Serie eines Keimes gehörig. Die Sagittalschnitte der Fig. 1 und 3 sind durch die sich verschmälernden Enden der Sichel, diejenigen der Fig. 2 durch deren Mitte gefallen. In allen drei Schnitten hat sich der Dotterentoblast etwas von der Schildunterfläche abgelöst; in dem Spaltraum zwischen beiden zahlreiche, in Zerfall begriffene, als Nährmaterial dienende Elemente des Dotterentoblastes. Die Unterfläche der ectodermatischen Schildverdickung ist scharf begrenzt.

Fig. 3 und 4. Zu der Serie eines Keimes gehörig. Fig. 3 ist durch die Mitte der Randsichel, Fig. 4 durch deren einen Seitenteil gefallen. In Fig. 4 befinden sich mehrere stark dotterhaltige Elemente des Dotterentoblastes in inniger Anlagegerung an die Unterfläche des Randsichelepithels.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch das eine Ende der Randsichel. Der Dotterentoblast bildet eine geschlossene Membran unter dem noch wenig verdickten Ectoderm des hinteren Schildrandes.

Tafel XIII.

Fig. 7. Ist derselben Serie entnommen, zu welcher auch Fig. 6 der Taf. XII gehört. Stellt einen Sagittalschnitt durch das andre seitliche Ende der Randsichel dar. Randepithel und Dotterentoblast nicht deutlich voneinander geschieden; dotterhaltige Elemente des Dotterentoblastes haben sich dem Sichelepithel an- und zum Teil eingelagert.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch die Randsichel eines Keimes in der Nähe seiner Medianebene. Die Randsichel ragt an der Oberfläche des Schnittes als

flacher Hügel ein wenig vor. Das Zellenmaterial der ectodermatischen Schildverdickung hängt kontinuierlich mit dem Dotterentoblast zusammen, welcher nach unten dotterwärts einen dicken Zellenstrang entsendet.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch den mittleren Teil der Randsichel eines Keimes mit hügelartig vorragender Randsichel. Der membranartige Dotterentoblast hat sich von der Unterfläche des Ectoderms dieser Gegend etwas losgelöst. In dem Spaltraume zahlreiche in Zerfall begriffene entoblastische Nährzellen. Die Unterfläche der Randsichel ist nicht scharf begrenzt; ihr haben sich mehrere stark dotterhaltige Dotterentoblastzellen an- und eingelagert.

Fig. 10 u. 11. Zu der Serie eines Keimes gehörig. Der Sagittalschnitt der Fig. 10 ist mehr durch die Mitte der Randsichel, derjenige der Fig. 11 durch ihr eines Ende gegangen. Die Unterfläche der Randsichel hängt ohne jede Abgrenzung mit unregelmäßigen Haufen von Dotterentoblastzellen zusammen, welche in Fig. 11 zum Teil stärker dotterhaltig sind und sich der Zellmasse der Randsichel assoziiert haben.

Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven.

Ein Beitrag zur Kenntnis der echten Entwicklungskorrelationen.

Von

Bernhard Dürken

Göttingen.

Mit 13 Figuren im Text und Tafel XIV—XVI.

I. Zur Einleitung.

In einer vorläufigen Mitteilung (1912) habe ich bereits einige Ergebnisse der hier zur Sprache kommenden Versuche veröffentlicht. Inzwischen sind die Experimente wiederholt worden, und sie haben nicht nur eine Bestätigung der vorjährigen Resultate gebracht, sondern sie führten auch zu einer Erweiterung des Tatsachenkreises, so daß nunmehr eine etwas umfassendere Darstellung geboten erscheint.

Die vorliegende Untersuchung ist veranlaßt worden durch den Wunsch, meine Versuche über die Beziehungen der Extremitäten zum Gehirn der Wirbeltiere (1910, 1911) zu ergänzen. Bei diesen letztgenannten Experimenten handelte es sich zunächst darum, die Lokalisation der Gliedmaßen im gesamten Nervensystem zu ermitteln. Zu diesem Zwecke wurden jungen Froschlarven die embryonalen Anlagen von Gliedmaßen exstirpiert, und da die Voraussetzung, daß zwischen Centralnervensystem und peripherem Organ echte Entwicklungskorrelationen bestehen, sich bestätigte, gelang es, durch korrelative Entwicklungshemmung in bestimmten Teilen des Centralnervensystems die Lokalisation der exstirpierten Gliedmaßen zu kennzeichnen.

Vor allem zeigten sich Beziehungen des Mittelhirns zu den Gliedmaßen, und zwar traten Entwicklungshemmungen besonders ausgeprägt auf in seinem Dachteil. Da nun dieser Hirnteil, wie wir u. a. durch die Untersuchung von STEINITZ (1906) wissen, auch das centrale Ende des Nervus opticus aufnimmt, so war mit der Lokalisation der Gliedmaßen im Mittelhirn zugleich der Wunsch angeregt, die Lokalisation der Beine und die Lokalisation der Augen schärfer zu trennen oder doch wenigstens die Lagebeziehungen dieser Centren näher zu prüfen. Die bereits von Steinitz (1906) veröffentlichten Versuchsergebnisse über doppelseitige Augenexstirpation sind als Grundlage für diesen Zweck nicht ohne weiteres geeignet, zumal eine Erweiterung der Resultate zu erwarten war.

Es wurde jungen Larven von *Rana fusca* das rechte Auge exstirpiert. Das rechte Auge wurde gewählt, um in den Präparaten Bilder zu erhalten, die sich leicht mit denen nach einseitiger Beinexstirpation vergleichen ließen. Nach Exstirpation der linken Hinterbeinanlage, wie sie u. a. in meiner oben genannten Untersuchung angewandt wurde, wird namentlich die gleichseitige Mittelhirnhälfte in Mitleidenschaft gezogen; da der Sehnerv aber gekreuzt verläuft, so mußte das rechte Auge fortgenommen werden, um an der linken Seite des Mittelhirns eine Einwirkung zu erzielen.

Außer dem Bestreben, über das Verhältnis der Augen- bzw. Beincentren im Mittelhirn womöglich Näheres zu erfahren, reizte noch ein zunächst noch mit Vorbehalt gehegter Gedanke zur Ausführung der Augenexstirpation. In der Abhandlung über frühzeitige Beinexstirpation (1911) führte ich aus (S. 325), »daß die Störung des einen Korrelationskomponenten, wie sie in den vorliegenden Versuchen in der Exstirpation der Beinanlagen gegeben ist, nicht immer eine Störung des zweiten Komponenten, in unserm Falle des Centralnervensystems, zur Folge hat, so daß die erstrebte Formreaktion ausbleibt.« Als einer der Gründe für das Ausbleiben der Formreaktion wurde die Kompliziertheit der Korrelationen geltend gemacht. Die Korrelationen sind »meist nicht so einfach, daß nur zwei Komponenten in sie eingehen, so daß durch Ausfall des einen eine Störung sehr wahrscheinlich in allen Fällen eintritt, wie es in meinen Versuchen am Rückenmark beobachtet worden ist. Das Gehirn steht zu den Extremitäten nur in mittelbarer Beziehung und außerdem hängen die Gehirncentren, insbesondere als Assoziationscentren, noch zugleich zusammen mit ganz andern peripheren Gebieten. Wenn nun das Ausbleiben der Beinentwicklung anormale Bildungen im Gehirn zur Folge hat, so darf man von vornherein annehmen, daß auch andre periphere Gebiete in solchen Korrelationen zum Gehirn stehen, und daß durch ungestörtes Bestehenbleiben dieser der Ausfall der Korrelationen zu der amputierten Beinanlage gewissermaßen wettgemacht wird, so daß keine Störung in der normalen Formbildung des Hirnes eintreten kann«. Es ist nun sicher, daß gerade die Augen zu dem Mittelhirn in Entwicklungsbeziehungen stehen, und da nun tatsächlich beobachtet wurde, daß die Entwicklungshemmung von den zu dem exstirpierten Beine gehörenden Hirncentren übergreifen kann auf die Centren der nichtoperierten Gliedmaßen, so liegt der Gedanke nahe, ob diese Hemmung nicht auch sich ausdehnen kann auf die Augencentren des Mittelhirns, soweit sie wenigstens als Assoziationscentren mit den Beincentren in Beziehung stehen. Im Anschluß daran würde dann eine Entwicklungshemmung der Augen zu erwarten sein. Diese interessante Frage wurde in der erwähnten Abhandlung (1911, S. 310) bereits angedeutet. Es konnten aber für das tatsächliche Bestehen der Korrelationskette Bein, Hirn, Auge damals noch keine Belege beigebracht werden, da in allen untersuchten Fällen auch bei hochgradiger Mißbildung des Mittelhirns infolge von Beinexstirpation die Augen normal befunden wurden. Das ist ja nun weiter nicht verwunderlich, da das Auge zur Zeit der Beinexstirpation schon weit entwickelt ist, so daß man eine deutlich werdende Einwirkung der etwa vorhandenen hemmenden Momente nicht erwarten kann. Anders aber liegen die Verhältnisse, wenn umgekehrt von der Exstirpation des Auges ausgegangen wird. Die Operation läßt sich ja schon vornehmen, bevor die Gliedmaßen angelegt werden, so daß durch Korrelationsstörung verursachte Entwicklungshemmung der Beine grundsätzlich durchaus eintreten kann. Wir werden weiter unten sehen, wie weit dieses Postulat, das ja nur eine Konsequenz der von mir dargelegten Auffassung der Entwicklung bei *Rana fusca* darstellt, erfüllt worden ist.

II. Zustand des Ausgangsmaterials.

Die Augenexstirpation wurde an zwei ungleich alten Materialserien von *Rana fusca* ausgeführt, die der Einfachheit halber mit 0^{I} (1911) und 0^{II} (1912) bezeichnet werden mögen.

Das Ausgangsmaterial der Serie 0^{I} (1911) war von den beiden das ältere. Die ganze Länge der Larven betrug 10—11 mm, bis zum After 5 mm. Das Operculum ist bereits ausgebildet; die Anlage der Hinterbeine ist als winzige, runde Knospe eben sichtbar. Das exstirpierte Auge ist schon ziemlich weit entwickelt. Die Linse hat schon ihre endgültige Form; ihre Zellen im Innern haben sich eben in die Länge gestreckt; eigentliche Linsenfasern sind noch nicht vorhanden. Die Retina weist in ihren centralen Gebieten bereits eine Schichtung in Zellagen und Faserschichten auf, die an die Anordnung des fertigen Zustandes erinnert, in den peripheren Teilen besteht sie nur aus dichtgelagerten großen undifferenzierten Zellen; auch in den centralen, bereits geschichteten Bezirken ist die Differenzierung keineswegs beendet.

Die Hemisphären des Vorderhirns sind schon ansehnliche Gebilde. Das Kleinhirn besteht nur erst aus den ersten paarigen Anlagen. Der Dachteil des Mittelhirns (Lobi optici) ist noch gänzlich undifferenziert; er besteht nur aus einer dünnen mehrschichtigen Lage dichtgedrängter Zellen; Fasermassen sind noch nicht vorhanden. Gegen das Zwischenhirn ist die Abgrenzung des Mittelhirndaches noch nicht sehr schroff, wenn auch die Lobi optici den ersten Anfang einer Vorwölbung zeigen. Der Nervus opticus ist noch ein dünner Strang von 18,75 μ Durchmesser, während seine Dicke bei einem zur Untersuchung benutzten Exemplar gegen Ende der Metamorphose 81,25 μ beträgt. Die Chiasmafaserung läßt sich schon eben erkennen. Im Chiasmateil des Zwischenhirns sowie auf seinen Seiten und an den Seitenteilen des Mittelhirns liegen schon reichliche Fasermassen, in denen die schwach erkennbare Opticusfaserung verloren geht, ohne daß es gelingt, sie ein größeres Stück zu verfolgen.

Vom Chondrocranium ist erst wenig gebildet. In größter Ausdehnung besteht noch die bindegewebige Hirnkapsel. In dem uns interessierenden Gebiete sind an knorpeligen Bildungen vorhanden die Para- und Prächordalia; jene sind bereits mit dem sich eben bildenden Knorpel der Gehörkapsel in Verbindung getreten, diese sind recht dünne Balken, die vorn unterhalb des Vorderhirns miteinander zu einer Platte verschmolzen sind. Seitlich und dorsal vom Gehirn ist noch kein Knorpel vorhanden. Unmittelbar über die dorsale Kante der Prächordalia zieht der Nervus opticus. Das Visceralskelet (Palatoquadratum und Cartilago Meckeli) ist schon knorpelig vorhanden. Am Labyrinth findet sich schon Knorpel, der mit den Parachordalia in Verbindung steht.

Die Anlage der Hinterbeine zeigt sich als erst sehr wenig über die Oberfläche hervorragende Verdickung, die aus gleichmäßigen dichtgedrängten Mesenchymzellen besteht, wie ich sie in meiner erwähnten Abhandlung (1911) in Fig. 5 abgebildet habe. Allerdings ist bei Serie 0^{I} die Anlage schon etwas größer als dort, doch ist sie geweblich kaum davon zu unterscheiden. Einen ganz entsprechenden Ausbildungsgrad zeigt die Vorderbeinanlage, die auch bereits eine kleine Knospe bildet. Eine nervöse Verbindung mit dem Rückenmark bzw. den Spinalganglien kann noch nicht mit Sicherheit verfolgt werden; das Rückenmark hat erst wenige Fasermassen an dem seitlichen Umfange gebildet; charakteristisch geformte Ganglienzellen sind noch nicht vorhanden;

ein bedeutender Größenunterschied zwischen den Lumbalganglien und den übrigen Spinalganglien ist noch nicht zu bemerken.

Das Material der Serie 0^{II} (1912) war auf dem Operationsstadium ebenfalls 10—11 mm lang, bis zum After $4^1/_2$—5 mm. Ein Größenunterschied zu dem entsprechenden Stadium der Serie 0^{I} ist also wohl kaum vorhanden, wohl aber ein Unterschied im Entwicklungsgrad, wie denn ja überhaupt die Kennzeichnung des Entwicklungszustandes allein durch Maße ein ganz ungenügender ist. Ein Operculum fehlt noch, so daß beide Kiemen noch vollständig frei sind. Von Extremitätenanlagen ist äußerlich noch keine Spur vorhanden. Das Auge ist noch wenig weit entwickelt, kaum durch die Haut durchscheinend und nur mit Mühe bei heller Beleuchtung und Vergrößerung zu erkennen. Die sich zur Conjunctiva umbildende Hautstelle enthält noch reichlich Pigment. Die Untersuchung an Schnittserien ergibt, daß die Tiere bedeutend weniger weit entwickelt sind, als die Ausgangslarven von Serie 0^{I}.

Die Retina zeigt in ihrem centralen Bezirke die ersten Anfänge einer Schichtung; die Linse hat auf dem Querschnitt noch einen halbmondförmigen Spaltraum zwischen ihrer verdickten hinteren Wand und dem vorderen Epithel; sie besteht nur aus zelligen Elementen. Die Bewegungsmuskeln des Augapfels (Fig. 1 *m*) sind angelegt, aber enthalten noch keine Muskelfasern, sondern bestehen nur aus dichtgedrängten rundlichen Zellen, während bei der Operation von 0^{I} schon reichlich Fasern vorhanden waren.

Die Vorderhirnhemisphären beginnen eben sich vorzustülpen. Eine Chiasmafaserung hebt sich kaum besonders aus den bereits angelegten Fasermassen des Zwischenhirns heraus. Im übrigen vgl. man das über den Zustand des Nervensystems bei 0^{I} Gesagte.

Vom Knorpel des Hirnschädels ist noch nichts vorhanden. Die Parachordalia bestehen erst aus Mesenchymverdichtungen (Vorknorpel), die rechts und links vom Vorderende der Chorda liegen. Die Prächordalia (Fig. 1 *prc*) haben bereits festere Abgrenzung gewonnen; doch besitzen auch sie noch keinen Knorpelcharakter. Sie sind dünne runde Stränge oder Stäbe dichtgedrängter rundlicher Zellen, die sich durch eine periphere Schicht platterer Zellen gegen das lockere Bindegewebe abgegrenzt haben. Vorn sind beide Prächordalia durch eine dünne, nicht sehr scharf herausdifferenzierte Platte von Mesenchymzellen verbunden. Die Labyrinthkapsel legt sich eben erst als Verdichtung des Mesenchyms an, knorpelige Elemente fehlen noch. Auch Palatoquadratum und MECKELscher Knorpel sind erst in der vorknorpeligen Anlage vorhanden (Fig. 1 *pq*, *cm*).

Die Hinterbeinanlagen bestehen aus Verdichtungen des Mesenchyms, die in der Leibeswand neben den caudalen Aussackungen der Leibeshöhle rechts und links vom Enddarm noch Platz genug haben, so daß sie noch nicht über die Oberfläche hervorragen und also äußerlich noch nicht wahrnehmbar sind. Die Anlagen sind also auch jünger als bei dem jüngsten Ausgangsmaterial der Untersuchung über Beinexstirpation (1911, S. 207). Vorderbeinanlagen sind noch nicht zu entdecken.

III. Ausführung der Operation.

Die Ausführung der Exstirpation des rechten Auges erfolgte mit dem Galvanokauter. Es genügen dabei geringe Hitzegrade. Ich bemühte mich, die Zerstörung auf den Augapfel zu beschränken; eine gewisse Vorstellung von der Operationswunde gibt Fig. 1, welche einen Querschnitt durch das Ausgangsstadium von Serie 0^{II} gleich nach der Exstirpation des rechten Auges darstellt. Der Opticus (*no*) bleibt in großer Ausdehnung erhalten; das Gehirn wird nicht verletzt. Dagegen kann es vorkommen, daß die Labyrinthblase beschädigt wird, so daß die Larven nachher beim Schwimmen Dreh- und Kreisbewegungen zeigen. Beobachtet wurde diese Bewegungsstörung jedoch nur in einem einzigen Falle. Von den bereits vorhandenen Anlagen des Skeletsystems wird keine entfernt. Es ist ohne weiteres selbstverständlich, daß die Bewegungsmuskeln des Auges bzw. deren Anlagen bei der Operation verletzt werden müssen. Die jungen Anlagen brauchen dabei nicht immer ganz zerstört zu werden; dies nur in der Nähe des Augapfels, während in dem untersuchten Falle der Serie 0^{I}, bei deren Ausgangsmaterial die Muskeln schon weiter differenziert waren, alle Augenmuskeln mit dem Bulbus herausgezogen sind. Bei der Operation tritt immer eine ziemlich starke Blutung auf (aus der Arteria centralis), die jedoch in den meisten Fällen bald steht (Fig. 1 *bl*). Das geronnene Blut verschließt dann die Wunde. Außerdem findet sich nach der Exstirpation etwas Blut innerhalb der bindegewebigen Hirnkapsel auf der Operationsseite. Hier richtet es offenbar keinen Schaden an und ist später vollständig verschwunden.

Um ein möglichst gleichartiges Versuchsmaterial zu erhalten, wurde die Operationszeit möglichst eng umgrenzt. Die Exstirpationen der Serie 0^{I} (1911) wurden an zwei aufeinanderfolgenden Tagen ausgeführt, diejenigen der Serie 0^{II} an einem einzigen Tage. Dadurch wird zwar die Gesamtzahl der zur Untersuchung verfügbaren Tiere vermindert, dieser Nachteil wird aber reichlich durch die Homogenität des Materials aufgewogen.

Wie hier anschließend bemerkt werden möge, wurde auch beiderseitige Augenexstirpation ausgeführt, in erster Linie, um die Einwirkung des beiderseitigen Augenausfalls auf die Gesamtentwicklung zu untersuchen, da schon der einseitige Augenmangel von großem Einfluß ist.

Leider gelang es nicht, die so operierten Tiere genügend lange am Leben zu erhalten. Im ganzen wurden bei 105 Exemplaren beide Augen exstirpiert. Das Operationsstadium war 14 mm lang, bis zum After 5 mm. Die Augen sind dann äußerlich mit Lupe schon ziemlich gut sichtbar; der Bulbus führt schon zuckende Bewegungen aus; das Operculum ist schon zum guten Teil ausgebildet, doch sind die linken Kiemen noch ganz frei (bisweilen waren die rechtseitigen Kiemen auch noch unbedeckt); die Hinterextremität ist eben als winzige Knospe sichtbar.

Die Sterblichkeit in dieser Operationsserie war außerordentlich groß, obwohl die Wunden meist gut verheilten. Nur ein Exemplar erreichte ein Versuchsalter von 4 Wochen; alsdann wurde es, um es nicht zu verlieren, konserviert; die übrigen Tiere waren bereits während der ersten 14 Tage nach der Operation eingegangen. Das konservierte Exemplar ist noch zu jung, um weitergehende Ergebnisse zu liefern.

IV. Die äußerlich hervortretenden Folgen der Augenexstirpation.

Die Tiere erholen sich von der Operation ziemlich bald. Die Heilung der Wunde, welche sich nicht nur über das Gebiet der Conjunctiva, sondern gewöhnlich auch noch etwas über die angrenzende Epidermis ausdehnt, erfolgt bald und ohne besondere Erscheinung. Eine Narbe wird nie beobachtet. Die Haut zieht glatt über die Stelle des rechten Auges weg, als ob nie ein solches vorhanden gewesen wäre; nur findet sich dort eine flache Delle. Regenerative Erscheinungen wurden in keinem Falle beobachtet. Gegenüber den in dem gleichen Becken gezogenen Kontrolltieren zeigen die operierten Tiere eine nicht allzu bedeutende Verlangsamung der Entwicklung, eine Erscheinung, die wohl allgemein für operativ schwerverletzte Tiere gilt, aber von keiner wesentlichen Bedeutung ist.

Zunächst wird an den sich weiter entwickelnden Larven außer dem Wundverschluß durch Zusammenwachsen der Hautränder und dem Fehlen des rechten Auges nichts besonderes wahrgenommen, die Entwicklung geht ganz normal weiter. Auch die Extremitäten werden in normaler Weise angelegt und beginnen sich normal winkelständig zu gliedern. Von dann ab aber treten merkwürdige Verkümmerungen der Beine, wenigstens bei einem Teil der Tiere ein, die auffallend an die durch Exstirpation einer Beinanlage erzielten Mißbildungen der übrigen Beine (1911) erinnern.

Übersicht über die Zahlenverhältnisse der Extremitäten-Mißbildungen nach den Operationen der Serien 0^{I} und 0^{II}.

1 Serie	2 Zahl der operierten Tiere	3 Zahl der Tiere, die ein für Feststellung der Beinmißbildungen brauchbares Versuchsalter erreichten	4 Davon besaßen Mißbildungen an den Extremitäten			5 Zahl der Mißbildungen überhaupt in Proz. von Spalte 3
			überhaupt	an Vorder- u. Hinterbein	an Hinterbein allein	
0^{I} 1911	45	11	4	—	4	36,36
0^{II} 1912	100	23	13	6	7	56,56
Summe	145	34	17	6	11	50

Die Mißbildungen der Vorderbeine sind nur dann besonders gebucht, wenn die Vorderbeine frei waren, die eventuelle Verkrüppelung also äußerlich (ohne Präparation) zu sehen war.

In der Serie 0^{I} (1911) wurden im ganzen 45 Exemplare operiert (vgl. die vorstehende Tabelle). Davon erreichten elf Tiere einen solchen Ausbildungsgrad, daß sie die sichere Feststellung, ob normale oder anormale Entwicklung der Beine, zuließen, und zwar wurden alle elf gegen Ende der Metamorphose konserviert. Vier Exemplare zeigten auffallende Verkrüppelungen der Hinterbeine, über deren Art eine Abbildung und Beschreibung eines bestimmten Falles orientieren soll.

Gegen Ende der Metamorphose zeigt der Kopf der einäugigen Frösche die Beschaffenheit, wie sie Fig. 2 in einem typischen Falle darstellt. An Stelle des fehlenden rechten Auges zieht die Haut glatt dahin; sie ist ebenso stark pigmentiert wie die übrige Körperhaut. Der Schädel ist dort nur ganz leicht flach eingedrückt. In manchen Fällen weicht die dorsale Medianlinie des Kopfes von der Medianlinie des Rückens ein wenig nach rechts ab, so daß die Schnauzenspitze ein wenig nach rechts verschoben ist. Außer dieser äußerlich geringen Mißbildung kamen nun, wie gesagt, in der Serie 0^{I} (1911) vier Fälle von Verkümmerungen der Hinterbeine vor.

Fig. 3 zeigt einen solchen Fall (Exemplar 0^{I}_{6} vom 22. VII. 11; das Datum gibt den Tag der Konservierung an). Seit der Operation sind 80 Tage verflossen; ein Ruderschwanzrest ist noch vorhanden; die Länge des Tieres beträgt ganz 29 mm, bis zum After 11,25 mm; das rechte Vorderbein ist bereits frei, das linke befindet sich im Durchbruch. Die Hinterbeine sind beide stark mißgebildet, zu kurz und in den einzelnen Abschnitten verdreht; sie sind vollständig ungeeignet zum normalen Gebrauch. Namentlich ist der Unterschenkel mangelhaft; er ist sehr kurz und um seine Längsachse sind die Füße gedreht, wie dies in der Abbildung namentlich am rechten Hinterbein deutlich wird.

Die Mißbildungen der Hinterbeine erreichen einen ungleichen Grad; so zeigt der in der vorläufigen Mitteilung über diese Versuche (1912) abgebildete Fall eine noch stärkere Verkrüppelung als der eben besprochene (hier in Textfig. 3 wiederholt). In der Serie 0^{I} weist also über ein Drittel (36,36%) der zu einem brauchbaren Versuchsalter gelangten Tiere derartige Mißbildungen an den Hinterbeinen auf. Die Vorderbeine waren bei allen normal.

Zu der Serie 0^{II} 1912 wurde, wie oben näher geschildert, jüngeres Ausgangsmaterial benutzt, als zu Serie 0^{I}. Es war daher von vornherein eine größere Anzahl von Beinmißbildungen zu erwarten. Diese Erwartung ist nun auch erfüllt worden.

Von 23 Tieren, welche ein genügendes Alter erreichten, um den Zustand der Beinentwicklung sicher bestimmen zu können, weisen nicht weniger als 13 zum Teil außerordentlich schwere Mißbildungen der Beine auf, also über die Hälfte (56,56%) der zu dieser Beobachtung tauglichen Tiere. Ferner ist bemerkenswert, daß bei sechs Exemplaren außer den Hinterbeinen auch die Vorderbeine in Mitleidenschaft gezogen sind. Diese Zahl ist vielleicht noch zu niedrig angesetzt, da die Mißbildung der Vorderbeine nur dann registriert wurde, wenn sie nicht mehr vom Operculum bedeckt waren, also ohne Präparation ihren Formzustand erkennen ließen. Es war aber notwendig, einige Tiere vor dem Freiwerden der Vorderbeine zu konservieren, die also in jener Hinsicht nicht berücksichtigt sind. Vorderbeine allein sind nie von Mißbildungen betroffen, wohl aber die Hinterbeine, wie ja auch in der Serie 0^{I}.

Schon die große Zahl der Mißbildungen (insgesamt bei der Hälfte der zur Beobachtung geeigneten Entwicklungsstadien) sowie ihr Steigen bei jüngerem Ausgangsmaterial sowohl der Zahl als auch der Qualität nach (Vorderbeine!) beweist, daß es sich nicht um zufällige oder auf äußeren Verletzungen beruhende Bildungen handelt, zumal die in dem gleichen Becken aus dem gleichen Laich gezogenen Kontrollfrösche gar keine derartige Erscheinungen zeigen.

Die Befunde am Material der Serie 0^{II} seien noch durch einige Bilder erläutert.

Einen ganz leichten Fall der Hinterbeinverkrüppelung zeigt Fig. 4.

Ich gebe hier die Beschreibung des Tieres (0_3^{II} vom 10. VI. 12) nach den Aufzeichnungen im Züchtungsprotokoll: Seit der Operation sind 70 Tage verflossen; Länge des Tieres 30 mm, ohne Schwanz 12 mm. Das rechte Auge fehlt in typischer Weise; Metamorphose noch nicht ganz beendet; Schwanz aber schon zum Teil reduziert; Beine alle frei, alle etwas dünn und schwach; am rechten Vorderfuß je zwei Zehen miteinander verklebt; Hinterbeine beide mangelhaft, vor allem zu dünn und zu kurz; Ober- und Unterschenkel sonst normal; Metatarsus distalwärts anormal verdickt; Zehen höchst mangelhaft, alle verklebt und wenig differenziert, bilden eine medianwärts gewandte gekrümmte Platte, nur drei Zehen sind jederseits deutlich markiert.

Stärker als hier ist nun die Verkrüppelung der Hinterbeine bei dem Exemplar 0_5^{II} vom 15. VI. 12 ausgeprägt (Fig. 5). Bei der Konservierung wurde notiert: Seit der Exstirpation des rechten Auges sind 75 Tage vergangen; Länge des Tieres ganz 28 mm, bis zum After 11 mm; der Schwanz ist schon zu einem guten Teil reduziert. Rechtes Vorderbein ist frei, linkes unmittelbar vor dem Durchbruch; in den Mundwinkeln noch Papillenrest. Rechtes Auge fehlt in typischer Weise, als wenn es nie da war; Hinterbeine sehr mangelhaft, zu kurz und schwach, im Leben nicht bewegt, stehen über die Medianlinie gekreuzt; die einzelnen Abschnitte sind angedeutet, in sehr geringem Grade auch die Zehen; rechtes Vorderbein ist mangelhaft, zu kurz; Hand höchst unvollkommen, mit nur angedeuteten Fingern, die Stellung ist normal.

Fig. 6 zeigt die Rückenansicht eines einäugigen Frosches (0_9^{II} vom 27. VI. 12), dessen Ventralansicht in Fig. 8 gegeben ist. Zum Vergleich stellt Fig. 7 die Ventralansicht eines auf gleicher Entwicklungsstufe stehenden, aus dem gleichen Laich stammenden normalen Kontrollfrosches dar. Die Länge des anormalen Tieres, 87 Tage nach der Operation, beträgt 30,5 mm, ohne Schwanz 12 mm; das rechte Vorderbein ist frei, das linke im Durchbruch; die Mundwinkel weisen noch einen kleinen Papillenrest auf. Das rechte Auge fehlt typisch; an seiner Stelle erscheint die Haut weißlich; linkes Auge ohne Besonderheit. Alle Beine sind krüppelig; rechtes Vorderbein hat keinen Fuß, es läuft einfach in eine abgeplattete Spitze aus. Die Hinterbeine sind gegliederte und gekrümmte Bildungen von wenigen Millimetern Länge; die einzelnen Abschnitte sind nur mangelhaft angedeutet; die Füße laufen in einen spitzen Zapfen aus; die Hinterbeine waren im Leben unbeweglich.

Endlich sei noch auf Fig. 9 verwiesen, welche das verkümmerte linke Hinterbein des Exemplares 0_4^{II} vom 15. VI. 12 in der Seitenansicht darstellt. Das Tier wurde wenige Augenblicke nach dem aus unbekannter Ursache erfolgten Tode konserviert, 75 Tage nach der Operation. Seine Länge beträgt ganz 29 mm, bis zum After 10,5 mm. Im ganzen liegt noch eine gewisse Gestaltähnlichkeit mit einer Kaulquappe vor, aber die Seitenlinien des Frosches sind bereits deutlich ausgebildet. Die Ähnlichkeit mit der Kaulquappe beruht zu einem großen Teil auf der Mangelhaftigkeit der Hinterbeine. Das rechte Auge fehlt in typischer Weise; das linke liegt merkwürdig flach im Kopf. Die Conjunctiva liegt wie eine flache Scheibe darüber, sie ist also nicht wie normal gewölbt; sie geht unmittelbar in die Epidermis des Kopfes über, ohne von der Umgebung des Auges durch eine dorsal und ventral vom Auge sich erhebende Falte (= Augenlider) abgesetzt zu sein, wie das bei normalen Tieren auf diesem Entwicklungsstadium bereits der Fall ist; der Augapfel erscheint merkwürdig klein, er liegt sehr tief hirnwärts, so daß das Auge nach außen garnicht vorgewölbt ist.

Die Vorderbeine sind noch nicht frei; der Mund ist noch mit Papillen besetzt. Die Hinterbeine sind sehr stark krüppelig (am stärksten von allen beobachteten Fällen). Die ganze Länge des linken beträgt 2 mm; es besteht wie das rechte aus drei gegeneinander winkelig abgebogenen Abschnitten, die dick und knollig erscheinen. Eine Andeutung von Zehen ist nicht vorhanden, während normal auf diesem Stadium bereits ein mehrere Millimeter langer Fuß mit deutlicher Schwimmhaut vorhanden ist; die ganze Länge des normalen Beines auf diesem Stadium beträgt über 1 cm.

Damit möge die Beschreibung der äußerlichen Befunde geschlossen werden; ihre nähere Deutung können sie erst erfahren im Zusammenhange mit den Ergebnissen der anatomischen Untersuchung.

V. Befund bei der anatomischen Untersuchung.

1. Material der Serie 0^I 1911.

Fall 1. 0_6^I vom 22. VII. 11.

Das Objekt ist schon oben, S. 199, näher beschrieben; Fig. 3 zeigt die Hinterbeine von der Ventralseite. Die Untersuchung erfolgte an Querschnitten.

Das exstirpierte Auge fehlt, ohne eine Spur hinterlassen zu haben; sein Platz ist mit demselben lockeren Bindegewebe ausgefüllt, das sich auch sonst allenthalben im Körper des Tieres findet. Allerdings ist der Kopf auf der rechten Seite flacher als links in der Augengegend, was aber nur auf das Fehlen des Auges zurückzuführen ist, weil dadurch die Kopfhaut wie eingesunken erscheint. Die Körperhaut überzieht die Augenstelle glatt ohne Besonderheiten; sie ist hier von der gleichen Beschaffenheit wie am ganzen Körper; insbesondere führt sie auch reichlich Pigment (vgl. Fig. 2). Sie unterscheidet sich dadurch wesentlich von der Conjunctiva, die ganz abgesehen von ihrer sonstigen Beschaffenheit keine Chromatophoren besitzt. Am linken Auge ist die untere Lidfalte bereits recht deutlich ausgebildet; Nickhaut und Pars libera des oberen Augenlides fehlen noch, obwohl die dorsale Grenze der Conjunctiva recht deutlich von der Gegend des oberen Augenlides abgesetzt ist. Rechtsseitig ist nun keine Spur von Lidbildung vorhanden. Die Haut zieht ohne irgendwelche Marke glatt über die ganze rechte Kopfseite hin.

Ein rechtsseitiger Nervus opticus ist nicht vorhanden; auch der bei der Exstirpation stehengebliebene centrale Stumpf ist spurlos verschwunden; der linke Opticus ist gut entwickelt. Durch diesen einseitigen Ausfall des Opticus kommt im Zwischenhirn eine leichte Asymmetrie zustande, die aber nur, eben wegen ihres geringen Grades, kurz hinter der Opticuskreuzung erkannt werden kann; wegen dieser Kreuzung der Sehnerven zeigt hinter dem Chiasma der Basalteil des Zwischenhirns rechts eine größere Dicke als links. Anzeichen von Degeneration sind nirgends bemerkbar. An den Seitenteilen des Dienkephalon fällt die asymmetrische Ausbildung nicht auf; daß eine solche aber vorhanden sein muß, folgt aus dem vollständigen einseitigen Ausfall des Opticus, dessen Fasern ja in den Seitenteilen weiterziehen.

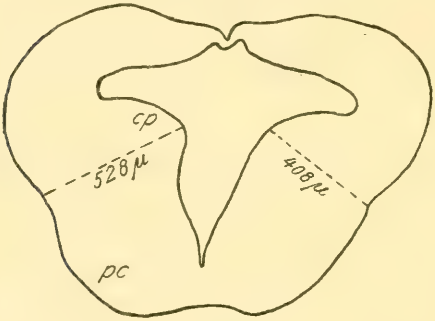
Auffallend ist nun weiterhin vor allem das Verhalten des Mittelhirns, das eine stark asymmetrische Ausbildung aufweist. Zunächst erscheint der linke Lobus opticus im ganzen verkleinert. Er reicht infolgedessen auch nicht so weit nach vorn wie der rechte, und die Folge weiterhin davon ist, daß der linke Lobus opticus auf genau orientierten Querschnitten noch nicht getroffen ist, wenn rechts der Schnitt schon die centraler gelegenen Schichten des rechten Lobus berührt (Fig. 10). Weiter nach hinten verliert sich diese Asymmetrie allmählich.

Auch der Basalteil dieses Hirnabschnittes ist unsymmetrisch gebaut. Überhaupt erscheint die linke Mittelhirnhälfte verkleinert. Vor allem springt das linke Corpus quadrigeminum posterius längst nicht so weit in das Ventrikellumen vor wie das rechte (Textfig. 1 *cp*). Ferner erscheinen die Pedunculi cerebri (*pc*) asymmetrisch, und zwar ist eine Minderung ebenfalls auf der linken Seite wahrzunehmen. Verfolgen läßt sich diese Asymmetrie bis an die Medulla oblongata, die einen symmetrischen Querschnitt besitzt.

An den übrigen Hirnteilen lassen sich keine anormalen Asymmetrien feststellen.

Ein Ausfall ganz bestimmter Schichten von Ganglienzellen und Fasermassen im Gehirn ist nicht zu verzeichnen.

Die Muskeln des linken Auges fehlen zum größten Teile. Vorhanden ist nur der Musculus levator bulbi, dessen Insertion am Schädel normal ist; außerdem findet sich eine von vorn nach hinten verlaufende Muskelmasse, die nach ihrer Lage am besten mit dem Musculus rectus medialis gleichgesetzt wird; von diesem unterscheidet sie sich aber durch ihren viel größeren Durchmesser, so daß der Gedanke nahe liegt, daß in ihr auch Bestandteile andrer Muskeln enthalten sind. Innerviert wird der M. levator bulbi von einem Ast des Trigeminus, der M. rectus medialis vom Ramus inferior N. oculomotorii. Bei Vorhandensein der Muskeln wird man das Vorhandensein ihrer Nerven von vornherein erwarten können. So finden sich auch die Trigeminusäste vor, und auch der Oculomotorius, der außer dem genannten Muskel noch den M. rectus superior, rectus inferior, und den M. obliquus inferior versorgt, fehlt nicht gänzlich. Allerdings will es nicht gelingen auf den Schnitten die winzig feine Wurzel dieses Nerven, die bedeutend dünner ist als auf der normalen Seite, bis zu der zugehörigen Muskelmasse zu verfolgen, da der kaum zu erkennende Querschnitt des Nerven zwischen dem Mesenchym für das Auge verloren geht; aber man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß der in der Nähe des Hirns deutlich erkennbare Nerv mit den zugehörigen Muskeln in Zusammenhang steht.

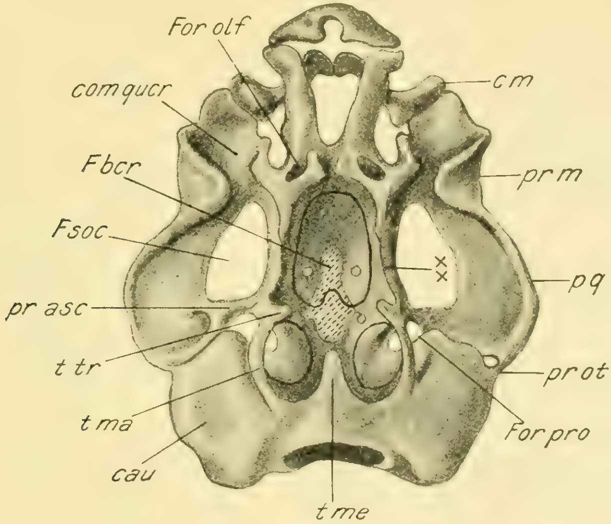


Textfig. 1.

Querschnitt durch den mittleren Teil des Mittelhirns in Fall 1. Vergrößerung 40. *cp*, Corpus quadrigeminum posterius; *pc*, Pedunculus cerebri.

Für die Innervierung der Augenmuskeln kommen bekanntlich noch ferner in Betracht der Nervus abducens und der N. trochlearis. Von diesen beiden Nerven läßt sich im peripheren Gebiet nichts mit Sicherheit nachweisen. Diese Feststellung wird durch den außerordentlich geringen Durchmesser dieser Nerven sehr erschwert.

Außer dem anormalen Verhalten des Nervensystems ist noch von Interesse die Ausbildung des Chondrocraniums. Zum besseren Verständnis des Folgenden und zur Erläuterung der Bezeichnungen schalte ich hier nach Gaupp (1906) die Abbildung des Chondrocraniums einer Froschlarve ein (Textfig. 2). Auf dem von mir benutzten Stadium ist der Schädel schon etwas weiter entwickelt. Die Fenestra basicranialis (*fbcr*) ist ganz geschlossen, Taenia medialis und transversalis (*tme*, *ttr*) sind in Verbindung getreten; der Processus ascendens palatoquadrati (*prasc*) ist bereits reduziert. Diese Veränderungen sind an der Figur durch Schraffierungen und Linien kenntlich gemacht.



Textfig. 2.

Chondrocranium einer 29 mm langen Larve von *Rana fusca* (nach Gaupp 1906). Vergrößerung etwa 13fach. *cm*, Merckelscher Knorpel; *pq*, Palato-quadratum; *prm*, Processus muscularis (orbitalis); *prasc*, Processus ascendens palato-quadrati; *tma*, Taenia marginalis; *tme*, Taenia medialis; *ttr*, Taenia transversalis; letztere sind auf dem Untersuchungsstadium, wie in der Figur durch Linien angedeutet, bereits miteinander in Verbindung getreten; *cau*, Capsula auditiva; *comqucr*, Commissura quadratocranialis anterior; *fbcr*, Fenestra basicranialis (auf dem Untersuchungsstadium schon geschlossen); *fsoc*, Fenestra subocularis; *forpro*, Foramen prooticum; *forolf*, Foramen des Olfactorius; *pr ot*, Processus oticus palatoquadrati.

Wie schon gesagt wurde, zeigt der Knorpelschädel eine allgemein asymmetrische Gestaltung. Diese kommt dadurch zustande, daß auf der Exstirpationsseite die Gehörkapsel (*cau*) in der Richtung nach vorn verschoben ist; so kommt es, daß auf Querschnitten rechts schon das Labyrinth angeschnitten ist, wenn links noch das Auge getroffen wird. Damit geht Hand in Hand eine Verschiebung der Nervenaustritte und ihrer Ganglien; insbesondere liegt das rechte Ganglion prooticum commune weiter nach vorn als das linke.

Unter dem Großhirn bildet der Knorpelschädel eine dorsal offene Wanne, die oben durch Bindegewebe verschlossen ist, seitwärts ragen die Knorpelwände etwa bis zum oberen Umfange der Hemisphären hinauf. Während nun links diese seitliche Schädelwand dem normalen Verhalten entsprechend nur dünn ist und sich dorsalwärts ein wenig verjüngt, ist rechts gerade das Umgekehrte der Fall: Hier ist die seitliche Knorpelwand dicker als links und ihre dorsale Kante, die an das bindegewebige Dach angrenzt, ist namentlich neben dem hinteren Teile der Hemisphären noch zu einem längslaufenden Wulst verdickt (Textfig. 2 bei × ×).

Dieser wird besonders stark auf der Höhe des Zwischenhirns, da wo die Taenia tecti medialis (*tme*) durch die Taenia tecti transversalis (*ttr*) mit der Seitenwand des Schädels verbunden ist. Er verläuft an der unteren Grenze der Taenia tecti transversalis entlang und tritt dann mit dem bis in diese Gegend vorgezogenen knorpeligen Labyrinth in Verbindung. Gegenüber auf der linken Seite dehnt sich hier und noch weiter nach rückwärts der Bulbus oculi aus. Ein Foramen opticum ist rechts im Knorpel vorhanden; es liegt weiter vorn als links und ist durch Bindegewebe verschlossen.

An dem nichtoperierten Auge konnte ich keine Anomalien nachweisen.

Fall 2. 0^{I}_{11} vom 5. VIII. 11.

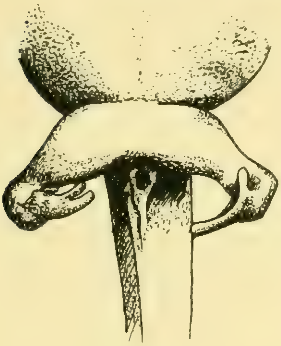
Dieses Exemplar lebte nach der Operation noch 94 Tage; seine Länge mit teilweise reduziertem Ruderschwanz beträgt 34 mm, von der Schnauze bis zum After 12,25 mm. Das rechte Auge fehlt ohne Besonderheiten. Die Vorderbeine sind noch nicht frei, stehen aber kurz vor dem Durchbruch. Beide Hinterbeine sind höchst mangelhaft (Textfig. 3).

Die Oberschenkel sind ziemlich normal, die Unterschenkel fehlen fast ganz; die Füße haben nur sehr mangelhafte Zehen. Die Füße sind zusammen mit dem äußerst rudimentären Unterschenkel hakenförmig nach innen vom Oberschenkel abgebogen. Der Mund hat noch Hornzähnchen. Die Untersuchung erfolgte an Querschnitten.

Der Befund stimmt weitgehend mit dem des Falles 1 überein, doch tritt manches hier bei diesem Exemplar noch deutlicher heraus.

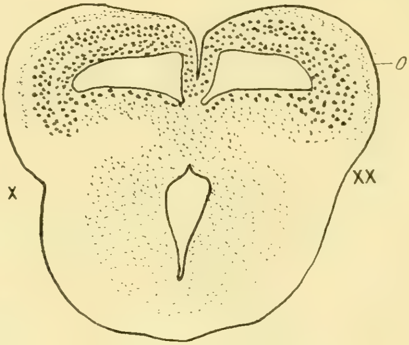
Über das Fehlen des exstirpierten Auges, insbesondere über die Beschaffenheit der an Stelle der Conjunctiva befindlichen Haut ist nichts neues hinzuzufügen. Auch der rechte Opticus fehlt in gleicher Weise, nur der linke ist vorhanden, wodurch die bereits beim vorigen Fall beschriebene Asymmetrie des Zwischenhirns zustande kommt (Fig. 11).

Über die abnorme Gestaltung des Mittelhirns gilt dasselbe zu sagen wie in Fall 1, doch ist hier die asymmetrische Ausbildung des Corpus quadrigeminum posterius sinistrum (*cp*) und des linken Pedunculus cerebri (*pc*) noch viel stärker ausgeprägt (Fig. 12). Die Folge davon ist, daß der Endteil der Hypophyse (*hy*) nach links aus der medianen Lage herausgedrängt ist. Verfolgt man die Querschnittserie weiter nach hinten, so wird die Asymmetrie allmählich geringer, doch bleibt sie deutlich erkennbar am linken Lobus opticus bis an die hinteren Polkappen, indem der linke Lobus seitwärts nicht so weit über die Kontur des Basalteiles heraus reicht und auch nicht so scharf abgesetzt ist wie der rechte (Textfig. 4 bei × bzw. × ×). Hier fällt auch eine deutliche Reduktion der sogenannten Opticusschicht (*o*) der linken Seite in die Augen.



Textfig. 3.

Hinterbeine des Exemplars $0^{\,I}_{1\;1}$ vom 5. VIII. 11 (Fall 2) in Ventralansicht. Vergr. 5,2.

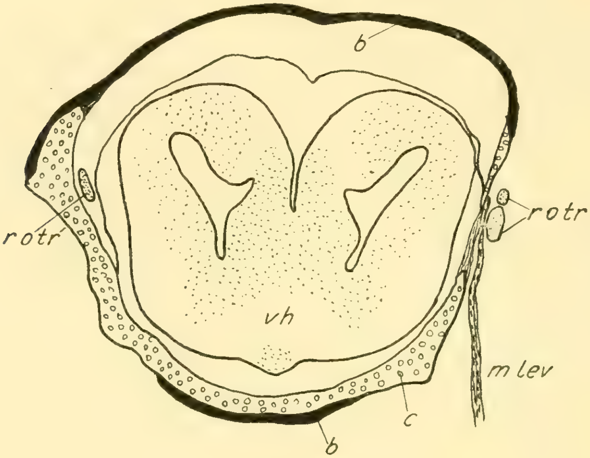


Textfig. 4.

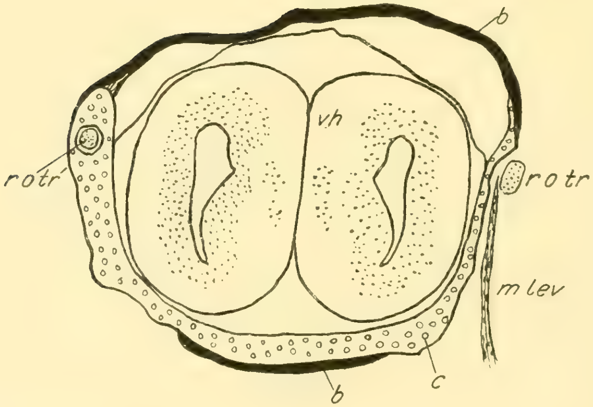
Querschnitt durch den hinteren Bezirk des Mittelhirns des Falles 2. Vergr. 40. *o*, sog. Opticusschicht.

Die Augenmuskeln der rechten Seite fehlen; auch die bei Fall 1 erwähnten Muskeln vermag ich nicht nachzuweisen. Dementsprechend fehlen auch die zugehörigen Nerven. Nur scheint ein winziger Rest der Wurzel des N. oculomotorius vorhanden zu sein. Vom N. trochlearis und N. abducens sind keine Spuren zu finden.

Sehr merkwürdig ist das Verhalten des Ramus ophthalmicus N. trigemini der rechten Seite (Textfig. 5 u. 6 *rotr'*; Fig. 13 *rotr'*). Während dieser Nerv normaler Weise von dem Ganglion prooticum commune aus durch die Orbita und zwar lateral vom M. levator bulbi (*mlev*) nach vorn zihet und durch das Planum antorbitale in die Ethmoidalregion eintritt, wie das auch bei vorliegendem Objekt auf der linken Kopfseite der Fall ist, verläuft er hier auf der rechten Seite innerhalb der Schädelhöhle. Er tritt durch das Foramen des Ganglion prooticum in das Cavum cranii ein und zieht an der medialen Seite der knorpeligen Schädelseitenwand nach vorn. Im vordersten Bezirk der Schädelhöhle



Textfig. 5.



Textfig. 6.

2 Querschnitte durch das Chondrocranium des Exemplars $0^{I}_{1\,1}$ vom 5. VIII. 11 (Fall 2). Vergr. 40. *b*, Bindegewebe; *c*, Knorpel; *vh*, Vorderhirn; *rotr*, Ramus ophthalmicus N. trigemini der linken, *rotr′*, der rechten Seite; *m lev*, M. levator bulbi.

tritt er dann durch die hier abnorm verdickte Schädelseitenwand hindurch, um weiterhin normal zu verlaufen (vgl. Textfig. 5 u. 6 und Fig. 13).

Das Primordialcranium ist in vorliegendem Falle sehr unsymmetrisch gestaltet. Zunächst ist rechts die otische Region weit nach vorn verschoben, wie das in geringerem Grade auch bei Fall 1 festgestellt wurde. Infolgedessen liegt auf Querschnitten das knorpelige Labyrinth zum Teil auf gleicher Höhe mit dem linken Auge und, was u. a. besonders auffällig ist, die rechte Glandula thymus liegt neben dem Zwischenhirn. Im übrigen wiederholen sich die Mißbildungen des Falles 1 im verstärkten Maße. Die Schädelseitenwand der Orbitalregion ist rechts außerordentlich stark verdickt; sie übertrifft die linke normale Seite zum Teil um fast das Vierfache an Wandstärke. Der schon bei vorigem Fall erwähnte Längswulst ihrer Dorsalkante ist hier noch viel dicker als dort. Er tritt auf der Höhe des Zwischenhirns in der Gegend der Taenia tecti transversalis mit der knorpeligen Labyrinthkapsel in Verbindung, deren vordere Wandung aus einer auffallend dicken und plumpen Knorpelplatte besteht. Ein Foramen opticum ist rechts nicht vorhanden; ebensowenig ein Foramen N. trochlearis. Ob eine Durchlaßöffnung für den N. oculomotorius fehlt, kann wegen der engen entwicklungsgeschichtlichen Beziehungen dieses Foramen zum Foramen carotidis nicht nachgewiesen werden.

Die stärkere Entwicklung der Knorpelmassen auf der rechten Seite zeigt sich auch in der Ausbildung des Palato-quadratum, das ja bekanntlich bei der Larve und auch noch während der Metamorphose eine große Ausdehnung besitzt (Fig. 13). Die Commissura quadratocranialis (*cqucr*) ist noch vorhanden, während der Processus ascendens posterior bereits geschwunden ist und das Quadratum in seinem hinteren Bezirke bereits mit der Capsula auditiva in Beziehung steht. Der Processus quadratocranialis ist nun rechts (*cqucr'*) außerordentlich dick im Vergleich zu links (*cqucr*). Dagegen ist der Processus orbitalis (*prm'*) rechts sehr kurz; er bildet nur eine dicke längslaufende Leiste, während er links normaler Weise eine weit dorsalwärts gerichtete Ausdehnung aufweist (Fig. 13).

Ferner ist sehr auffallend, daß rechts das Palato-quadratum teilweise fehlt, und zwar ist es nur in seinem vordersten, mit dem erwähnten Processus quadratocranialis in Verbindung stehendem Teile vorhanden; etwas weiter nach hinten hört es spitz zulaufend auf, so daß es mit der otischen Region des Primordialcraniums überhaupt nicht im Zusammenhang steht. Das muß umsomehr auffallen, als gerade der der

Capsula auditiva angelagerte Teil in der normalen Entwicklung sonst erhalten bleibt, während der vordere Teil des im larvalen Leben mächtigen Knorpels weitgehende Umbildungen und Reduktionen erfährt, die allerdings auf dem vorliegenden Stadium kaum erst begonnen haben.

Die Untersuchung der höchst mangelhaften Hinterbeine ergab die gleichen Resultate wie bei entsprechenden Mißbildungen der Gliedmaßen, wie sie in meiner Abhandlung über Extremitätenexstirpation (1911) beschrieben wurden; die Beine besitzen Knorpelskelet und Muskulatur, die histologisch keine Besonderheiten darbieten; die Formbildung des Knorpels ist natürlich mangelhaft; die Nerven treten in normaler Weise in die Gliedmaßen ein; ob sie schwächer sind als bei normalen Tieren lasse ich dahingestellt; auch die zugehörigen Spinalganglien scheinen mir normale Größe zu besitzen. Dagegen wird man geneigt sein, den Rückenmarksquerschnitt in der Lumbalgegend für zu klein anzusehen, da beispielsweise der Sagittaldurchmesser des zehnten Spinalganglions mit dem Sagittaldurchmesser des Rückenmarks in dieser Gegend an Länge fast übereinstimmt.

Am linken Auge sind keine Abnormitäten nachweisbar.

Fall 3. 0_9^{I} vom 26. VII. 11.

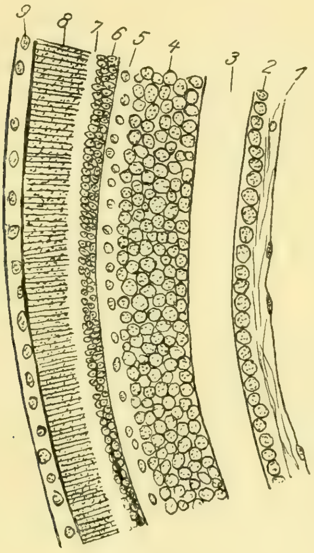
Seit der Operation sind 84 Tage verstrichen. Das Tier bietet äußerlich nicht viel Besonderes; seine Länge beträgt 31 mm, bis zum After 12 mm. Beide Vorderbeine sind noch bedeckt; die Hinterbeine sind nicht ganz frei von Mißbildungen, die sich äußern in einer etwas anormalen Stellung der einzelnen Abschnitte zueinander, namentlich am rechten Hinterbein. Das Objekt wurde in Querschnitte zerlegt.

Über das Gebiet des fehlenden rechten Auges ist nichts Neues zu erwähnen. Auch die Befunde am Opticus, Zwischen- und Mittelhirn stimmen mit den geschilderten überein, nur daß bei letzterem der Basalteil nicht so sehr in Mitleidenschaft gezogen ist wie in Fall 1 und 2.

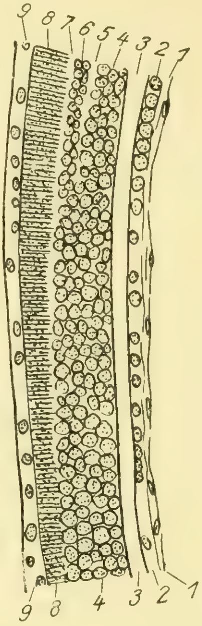
Die Augenmuskeln fehlen bis auf eine Andeutung des M. levator bulbi. Die den fehlenden Muskeln zukommenden Nerven konnte ich nicht nachweisen. Auch bei diesem Objekt verläuft der Ramus ophthalmicus N. trigemini ein kurzes Stück durch die Schädelhöhle, in die er durch das Foramen prooticum eintritt, um sie sehr wenig weiter vorn durch die Seitenwand des Craniums wieder zu verlassen.

Die Mißbildungen des Chondrocraniums bewegen sich in der bei den voraufgehenden Fällen geschilderten Richtung mit unwesentlichen Abweichungen. Das Palatoquadratum steht mit der Ohrkapsel rechts nicht in Verbindung, sondern hört kurz vor der Labyrinthkapsel, die sehr weit nach vorn verschoben ist, spitz zulaufend auf; der vordere Teil dieses Knorpels ist wie der ganze der linken Seite normal; links ist die Verbindung mit der Ohrkapsel schon eingetreten.

Was an dem vorliegenden Falle am meisten interessiert ist das Verhalten des linken Auges. An der äußeren Gesamtform ist nichts abweichendes festzustellen; aber die Retina zeigt offenbar zum Teil wenigstens anormale Ausbildung. Die normale Retina läßt auf dem vorliegenden Entwicklungsstadium deutlich neun gut voneinander gesonderte Schichten erkennen (Textfig. 7, 1—9). Diese sind im centralen Gebiet des Auges auch hier vorhanden (Textfig. 8, 1—9), wenn auch die Gesamtdicke der Retina etwas gering erscheint und die einzelnen Schichten zum Teil sehr stark verdünnt sind. Nach den peripheren Gebieten zu fällt aber auf die rasche Dickenabnahme der Stäbchenschicht (8) die normalerweise auch in dem periphersten Gebiete allmählich dünner wird, nicht aber schon in der Nähe des Augencentrums. Ferner ist namentlich in der ventralwärts gelegenen Augengegend die Schichtung der Retina undeutlich, so daß man auf vielen Schnitten



Textfig. 7.



Textfig. 8.

Schnitt durch eine normale (Fig. 7) Retina und durch die Retina des linken Auges von 0^{I}_{9} (Fig. 8); Halbschema. Vergr. 256.

nur fünf, auf andern nur sechs bis sieben Schichten statt neun unterscheiden kann.

Bei dem Vergleich der beiden Figuren fällt auch die geringere Dicke der einzelnen Schichten bei dem operierten Tiere sofort auf. Am stärksten ist die anormale Ausbildung der Retina ventral vom Opticuseintritt; die halbschematische Textfig. 8 gibt einen mittleren Grad der Anormalität.

Fall 4. 0_8^{I} vom 26. VII. 11.

Das Objekt bietet äußerlich keine vom Typ abweichende Besonderheiten. Es wurde 84 Tage nach der Operation fixiert. Seine Länge beträgt ganz 21 mm, bis zum After 12 mm. Wie aus der Kürze des Schwanzes zu ersehen ist, ist die Metamorphose schon weit vorgeschritten. Untersuchung an Frontalschnitten.

Der Befund stimmt im großen und ganzen mit den schon beschriebenen überein. Das Gehirn weist die angegebene Asymmetrie auf. Wie weit dabei der Basalteil in Mitleidenschaft gezogen ist, läßt sich naturgemäß an Frontalschnitten schwer feststellen; dafür ist aber sehr charakteristisch das Bild eines solchen Schnittes durch die Gegend der Corpora quadrigemina posteriora (Fig. 14 *cp*), auf dem die Asymmetrie der beiden Seiten sehr deutlich zutage tritt. Auch die Entwicklungshemmung des linken Lobus opticus möge durch ein Photogramm veranschaulicht werden (Fig. 15).

In der Orbita der rechten Seite liegen ziemlich bedeutende Muskelmassen, welche die Bewegungsmuskeln des fehlenden Bulbus darstellen; mit Sicherheit sind darin zu identifizieren die Mm. levator bulbi und retractor bulbi; M. obliquus inferior und obliquus superior fehlen; alle andern Muskeln scheinen vorhanden zu sein, doch liegen sie so verworren, daß nicht alle bestimmt werden können.

Der Nervus oculomotorius erscheint rechts ein wenig schwächer als der der linken Seite, was aber ohne weiteres mit dem Fehlen des von ihm versorgten M. obliquus inferior in Zusammenhang gebracht werden kann. Höchst merkwürdig verhält sich in diesem Falle wieder der Ramus ophthalmicus N. trigemini (Fig. 16 *rotr'*); er verläuft wie in dem oben geschilderten Falle rechts durch das Cavum cranii nach vorn. Von dem Ganglion prooticum commune zieht der Nerv zunächst ein kurzes Stück wie normal außen am Schädel schräg nach vorn und oben, um dann schräg über dem Foramen opticum (vgl. unten) neben dem Zwischenhirn durch eine weite Öffnung in den Schädel einzutreten. Hier verläuft er hart an der Knorpelwand neben dem Vorderhirn und tritt ebenfalls durch ein besonderes Foramen in der Seitenwand neben dem vorderen Teil der Hemisphären wieder aus. Vorn verläuft der Nerv dann ganz normal.

Der Knorpelschädel weist die von den andern Fällen her bekannten Anomalien auf, Vorlagerung der Capsula auditiva und enorme Verdickung der Seitenwand (Fig. 17). Ein Foramen opticum ist rechts (*fo'*) zwar vorhanden, aber es ist außerordentlich eingeengt (Fig. 17). Diese Figur zeigt außerdem den normalen Verlauf des Ramus ophthalmicus N. trigemini der linken Seite (*rotr*), auf den zum Vergleich mit dem abnormen Verhalten der rechten Seite (Fig. 16) hier hingewiesen sei. Ein Foramen pro N. trochleari kann rechts nicht gefunden werden; zwar befindet sich hinter dem Austrittsloch des Ramus ophthalmicus N. trigemini (Fig. 16 *rotr'*) eine feine Durchlaßöffnung für einen sehr feinen Nerven, der sich aber als ein Ast des genannten Ramus N. trigemini erweist. So folgt aus dem Fehlen des Foramen pro N. trochleari das Fehlen dieses Nerven selbst, dessen Innervationsgebiet (M. obliquus superior) ebenfalls fehlt. An der normalen Schädelseite liegt das Foramen pro N. trochleari etwas über dem Foramen opticum.

2. Material der Serie 0^{II} 1912.

Fall 5. 0_9^{II} vom 27. VI. 12.

Das Objekt wurde bereits oben, S. 201, beschrieben und abgebildet (Fig. 6 u. 8). Die Untersuchung wurde an Querschnitten vorgenommen.

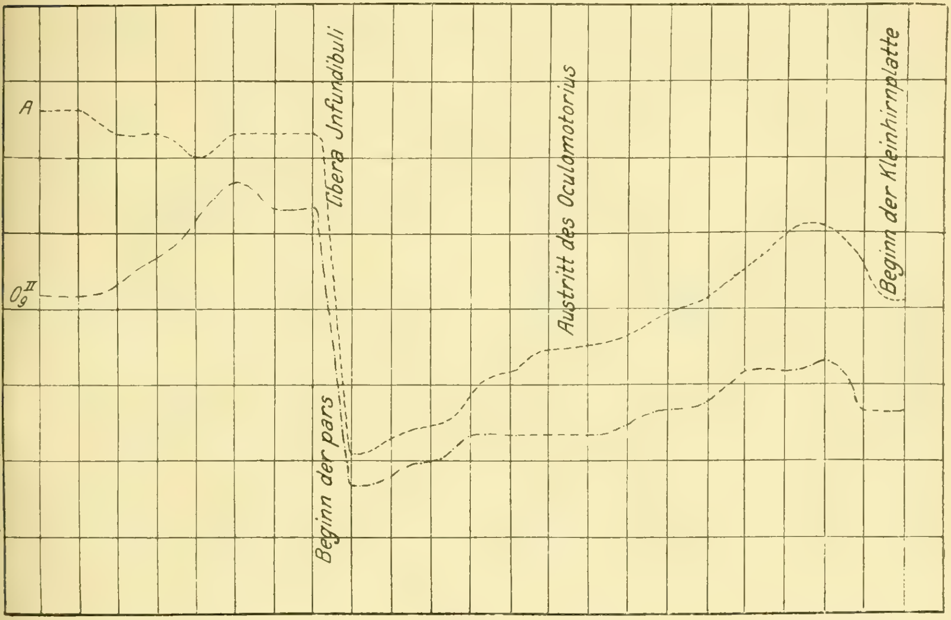
Der Befund an der Exstirpationsstelle deckt sich mit dem der vorstehenden Fälle; die Augengegend wird von einer Haut überzogen, die sich in nichts von der übrigen Körperbedeckung unterscheidet, vor allem auch ebensoviel Pigment führt.

Der rechte Opticus fehlt. Merkwürdigerweise ist nun im Mittelhirn kaum eine Asymmetrie zu erweisen. Da aber, wie die Untersuchung des Materials der Serie 0^{I} gezeigt hat, durch die Augenexstirpation auch dann eine starke Formreaktion im Mittelhirn ausgelöst wird, wenn das Ausgangsmaterial älter ist als im vorliegenden Falle, dessen Operationsstadium jünger war als das der Serie 0^{I} 1911 (vgl. oben), so ist trotzdem eine Entwicklungsbeeinflussung des Mittelhirns anzunehmen. Und wenn diese sich nicht kundgibt in asymmetrischer Entwicklungshemmung, so muß sie in symmetrischer Hemmungsbildung gesucht werden. Eine solche liegt hier nun offenbar vor, oder richtiger gesagt, in diesem Falle sind beide Seiten des Gehirns in Mitleidenschaft gezogen worden.

Schon durch den bloßen Vergleich der Schnitte durch das Mittelhirn des vorliegenden Objektes mit einem normalen Gehirn tritt das zutage, vor allem, wenn man die hintere Hälfte dieses Hirnabschnittes ins Auge faßt. Zu diesem Zwecke stelle ich die Abbildungen zweier Schnitte durch den hinteren Teil des Mittelhirns nebeneinander; der eine Schnitt ist von einem normalen Tier (Fig. 18), der andre (Fig. 19) von dem zur Rede stehenden Objekt. Es fällt nun sofort auf, daß die Schichtung der Lobi optici in letzterem Falle nicht so deutlich ist wie bei dem normalen Tier. Namentlich im Dache des linken Lobus fehlt die zwischen den inneren dicken Zellschichten gelegene feine Faserschicht (Fig. $18/_3$ = äußere molekulare Schicht in der Bezeichnung von ECKER-WIEDERSHEIM 1896); rechts ist sie zwar ein Stück vorhanden, reicht aber längst nicht soweit medianwärts wie normal. Auch die äußere Faserschicht ($/_1$ = Opticusschicht = Stratum medullare superficiale ECKER-WIEDERSHEIM) ist links nicht mit einer solchen Deutlichkeit von der darunter gelegenen kernhaltigen Schicht abgesetzt, wie das rechts und bei einem normalen Tier der Fall ist. Diese Faserschicht erscheint links überhaupt bedeutend reduziert. In den vorderen Teilen des Lobus ist diese Schicht dicker, so daß ein Abweichen vom Normalzustand nicht erkannt werden kann; die Reduktion beginnt in der hinteren Hälfte. Endlich ist der mediane Dachteil beider Lobi verdünnt; auch klaffen sie in der Medianen infolgedessen weiter auseinander als normal; vor allem zeigen in diesem Gebiete die inneren Schichten eine mangelhafte Ausbildung. Durch dieses Verhalten der Lobi optici wird das Mittelhirn flacher als normal, also relativ niedriger, und wenn auch links die Abnormität etwas stärker ist, so bezieht sich diese Formminderung auf beide Seiten. Ich habe nun den Versuch gemacht, diese Abweichung von der Norm im Vergleich zum normalen Verhalten auf Grund einer vergleichenden Messung durch eine graphische Darstellung zur Anschauung zu bringen (Textfig. 9).

Den Messungen, welche in den folgenden Tabellen zusammengestellt sind, liegt folgendes System zugrunde.

Es kann als sicher gelten, daß die einzelnen Teile eines normalen Hirns bestimmte Proportionen aufweisen, also z. B. ein bestimmtes Verhältnis von Höhe und Länge. Ist das Gehirn bei einem Individuum (derselben Art) im ganzen länger, weil eben das Tier im ganzen größer ist, so ist sicher auch sein Durchmesser in verticaler Richtung (hier als Höhe bezeichnet) ein größerer als bei einem im ganzen kleineren Hirn. Deshalb gibt das Verhältnis Höhe: Länge ein relatives Maß ab, das bei allen normalen Gehirnen für alle homologen Schnittebenen ein und dasselbe ist, wenn auch geringe Schwankungen infolge individueller Variation zu erwarten sind. Dies Verhältnis von Höhe : Länge, welches ich als den Höhenindex bezeichne, gibt also eine Vorstellung von dem Formzustand des Gehirns bezüglich Höhe und Länge in jedem Punkte des Querschnitts; damit erhält man einen Maßstab, verschiedene Gehirne durch Messungen zu vergleichen. Der Höhenindex muß bei normalen Gehirnen in allen homologen Punkten derselbe sein. Zeigen sich bei einem Gehirn Abweichungen, so folgt daraus, daß seine Form keine normale Proportionalität besitzt, daß also die Formgestaltung anormal sei. Entweder kann diese Abweichung vom normalen Index beruhen auf einer Vergrößerung der Länge oder auf einer Verkürzung der Höhe; dann wird der Index kleiner; oder aber die Länge ist verkleinert oder die Höhe vergrößert; dann entsteht natürlich ein vergrößerter Höhenindex.



Textfig. 9.

Kurven des Höhenindex eines normalen (*A*) und anormalen (O_9^{II}) Mittelhirns (Fall 5). Erklärung im Text.

Endlich können natürlich alle Kombinationen zwischen diesen Möglichkeiten vorkommen. Dadurch könnte sogar der seltene Fall eintreten, daß ein anormales Gehirn an einer bestimmten Stelle einen

Höhenindex des normalen Mittelhirns.

1 Teilstr. = 24 μ (Höhe : Länge.)

Teilstr.	μ	Index	
53	1272	1,663	Länge = 51 Schnitte = 15 · 51 = 765 μ
53	1272	1,663	
52	1248	1,631	
52	1248	1,631	
51	1224	1,600	
52	1248	1,631	
52	1248	1,631	
52	1248	1,631	
38,5	924	1,208	Beginn der Pars libera Infundibuli
39	936	1,224	
39,5	948	1,239	
40	960	1,255	
41,5	996	1,302	
42	1008	1,318	
42,5	1020	1,346	Austritt des Oculomotorius
43	1032	1,349	
43,25	1038	1,357	
44	1056	1,373	
44,5	1068	1,396	
45	1080	1,410	
46	1104	1,443	
47	1128	1,475	
48	1152	1,506	
48	1152	1,506	
47	1128	1,475	
45	1080	1,410	
45	1080	1,410	

normalen Höhenindex besitzt; immer aber wird erkennbar sein, ob der Index durch normale Formverhältnisse oder durch Zusammentreffen zweier abnormer Größen die »normale« Höhe erreicht hat; denn das wird zur Genüge aus den Präparaten hervorgehen. Was hier bezüglich des ganzen Gehirns gesagt ist, gilt auch für einzelne Hirnteile; es läßt sich ebenso ein Höhenindex für jeden Hirnteil aufstellen, wenn nicht die Länge des ganzen Hirns, sondern die Eigenlänge eben dieses Hirnteils zugrunde gelegt wird. Das ist nun in den vorstehenden Maßtabellen und den Kurven der Textfig. 9 geschehen. Auf den einzelnen Querschnitten wurde die Höhe (= Sagittaldurchmesser) gemessen und dann durch den Längenwert des Mittelhirns dividiert.

Im einzelnen ist über die festen Punkte dieser Messungen folgendes

Höhenindex vom Mittelhirn 0_9^{II} 27. VI. 12.

Zwischen rechter und linker Seite besteht kein bedeutender Unterschied. Als Meßmarken daher dorsale und ventrale Tangente an das ganze Hirn. Gemessen ist jeder zweite Schnitt.

Teilstr.	μ	Index	
43	1032	1,433	Länge $= 48$ Schnitte $= 15 \cdot 48 = 720\,\mu$
42,5	1020	1,417	
42,5	1020	1,417	
42,5	1020	1,417	
43	1032	1,433	
44	1056	1,467	
45,5	1092	1,517	
47	1128	1,567	
46	1104	1,533	
46	1104	1,533	
35	840	1,167	Beginn der pars libera infundibuli
35,5	852	1,183	
36	864	1,200	
37	888	1,233	
37	888	1,233	
37	888	1,233	Austritt des Oculomotorius
37	888	1,233	
37,5	900	1,250	
38	912	1,267	
38,5	924	1,283	
39,5	948	1,317	
39,5	948	1,317	
40	960	1,333	
38	912	1,267	
38	912	1,267	

zu sagen. Die Länge ergibt sich ohne weiteres aus der Anzahl und Dicke der Querschnitte. Als ihre vordere Grenze wurde der Schnitt angesehen, der die Lobi optici gerade noch nicht tangiert; als hintere Grenze die Schnittebene, welche die hinteren Polkappen der Lobi berührt und zugleich den Beginn der Kleinhirnplatte enthält. Als Höhe wurde gemessen der Abstand zwischen den horizontalen Tangenten an die dorsalen bzw. ventralen Ränder des Querschnittes (vgl. Textfig. 12). Da im vorderen Gebiet des Mittelhirns der Hypophysenteil mit der Basis fest verbunden ist, wurde die Pars affixa der Hypophyse mitgemessen, weil eine sichere Abgrenzung der Höhe sonst ausgeschlossen ist. Vom Beginn der Pars libera Hypophyseos an aber wurde diese nicht mehr mitgemessen; infolgedessen zeigen die Zahlenwerte in den Maßtabellen und die Kurven an dieser Stelle einen plötzlichen Abfall. Da in diesem Falle rechte und linke Seite des Gehirns von 0_9^{II} sich fast gleich verhalten, wurde zwischen ihnen kein Unterschied gemacht.

Zur Erläuterung der Kurven der Textfig. 9 ist noch folgendes hinzuzufügen. Die senkrechten Linien bezeichnen nicht etwa die einzelnen Schnitte der Präparate, wie sie in den Maßtabellen gemessen sind, sondern Querebenen durch homologe Punkte beider Gehirne; einige dieser Ebenen sind in der Figur besonders bezeichnet, wodurch ihre Bedeutung wohl klar werden wird. Es ist nämlich auf graphischem Wege ein Vergleich zweier ungleich langen Hirne nur dann möglich, wenn bei Konstruktion der Kurven die einander homologen Punkte übereinander zu liegen kommen. Da das größere Gehirn natürlich bei gleicher Schnittdicke eine größere Anzahl Schnitte gibt, als das kleinere, so würden, bei Annahme der einzelnen Schnittebenen als Ordinaten, beispielsweise die Endpunkte der beiden Kurven, die doch homologen Gehirnstellen entsprechen, garnicht übereinander zu liegen kommen und der Vergleich der Kurven würde dadurch erschwert. Das wird auf obige Weise vermieden. Die wagerechten Linien geben den Zahlenwert des Höhenindex an. Der Schnittpunkt der beiden Kurven mit einer der senkrechten Linien gibt also an, wie groß der Höhenindex an einer homologen Stelle der beiden Gehirne ist.

Die Messungen und noch besser ihre graphische Darstellung geben nun ohne weiteres einen anschaulichen Vergleich des Mittelhirns des vorliegenden abnormen Falles und eines normalen Tieres. Als wichtig zeigt sich vor allem die Tatsache, daß der Höhenindex des abnormen Mittelhirns überall kleiner ist als der des normalen (*A*); die stärksten Abweichungen finden sich vorn und hinten in den Lobi optici, während im mittleren Gebiete dieses Hirnabschnittes die Differenzen geringer sind. Dieser kleinere Höhenindex des Mittelhirns von 0_9^{II} beruht auf dem verkleinerten Sagittaldurchmesser dieses Mittelhirns, und zwar sind hauptsächlich die Lobi optici flacher als normal gestaltet, zugleich mit einer dünneren Ausbildung der Decke (vgl. Fig. 18 u. 19). Außerdem ist namentlich links die Verminderung bestimmter Faserschichten nachweisbar.

Die Augenmuskeln der rechten Seite sind bis auf M. obliquus superior und inferior wenigstens andeutungsweise vorhanden. Dementsprechend sind auch die zugehörigen Nerven vorhanden.

Das Chondrocranium zeigt die oben aufgezählten Abweichungen auch in diesem Falle, wenn auch in etwas vermindertem Grade. Eine stärkere Entwicklung der rechten Seite ist unverkennbar. Die otische

Region ist nicht soweit vorgeschoben wie sonst; dafür besitzt aber die Seitenwand des Craniums in der Orbitalregion rechts eine weit seitwärts ausladende Ausbuchtung der verdickten Wand, die in der Temporalgegend allmählich nachläßt.

Ein sehr stark verengertes und durch Bindegewebszüge verschlossenes Foramen opticum ist rechts vorhanden. Zum Vergleich mit dem normalen seien die Durchmesser in der Längsrichtung des Hirns angegeben: links (normal) 210 μ, rechts 105 μ.

Hals- und Lendenmark zeigen beide deutliche Anschwellung. Wenn nun auch dahingestellt bleiben mag, ob das Halsmark ganz die normale Stärke erreicht, so scheint mir das Lendenmark schwächer zu sein als bei einem normalen Tier (vgl. untenstehende Tabelle). Die zu den Extremitäten gehörenden Spinalganglien ragen durch größeren Durchmesser vor den übrigen hervor, aber auch sie erscheinen relativ etwas schwächer als normal. Um die hier vorliegenden Verhältnisse mit einem normalen Tier vergleichen zu können, wurde einmal der Durchmesser der Spinalganglien senkrecht zur Ebene des Querschnittes festgestellt und mit dem Durchmesser des nicht zu Extremitäten gehörenden VI. Spinalganglions verglichen, indem letzterer = 1 gesetzt wurde. Dann wurde der Querdurchmesser des Rückenmarks auf der Höhe des VI. bis X. Ganglions gemessen und ebenfalls zu dem Durchmesser auf der Höhe des VI. Ganglions in Beziehung gesetzt. Es ergaben sich so die Verhältnisse, die in den folgenden Tabellen zum Ausdruck kommen; in der linken Hälfte handelt es sich um vorliegenden Fall, in der rechten um ein normales Tier.

Die Zahlen geben ein anschauliches Bild. Während z. B. das VIII. Spinalganglion bei dem normalen Tier einen doppelt so großen Durchmesser besitzt wie das VI. Ganglion, ist bei dem vorliegenden Versuche das VIII. Ganglion nur etwa $1^1/_2$ mal so groß als das VI. In geringerem Grade mögen bei diesem relativen Größenunterschiede auch individuelle Schwankungen beteiligt sein, wie der Vergleich des Ganglion VII nahe legt. Obwohl das Ganglion VI bei beiden Tieren gleichen Durchmesser hat, ist das VII., bei dem normalen Tier etwas kleiner als bei dem anormalen. Der Größenunterschied bei den Ganglien VIII—X ist aber viel erheblicher, und da er zudem in eindeutigem Sinne ausgeprägt ist, kann er nur auf eine Entwicklungshemmung zurückgeführt werden.

Ganz entsprechend verhält es sich mit der Lendenanschwellung des Rückenmarks, die bei dem operierten Tiere relativ geringer ist als bei dem normalen, obwohl der Durchmesser beider Rückenmarke

Vergleich der Spinalganglien von

Spinalganglien Nr.	O_9^{II}. 15. VI. 1912.		A_{17}. 31. VII. 1909. (Normal.)		
	Absoluter Durchmesser μ	Verhältnis der Durchmesser (= rel. Durchm.)	Absoluter Durchmesser μ	Verhältnis der Durchmesser (= rel. Durchm.)	Verhältnis der rel. Durchmesser von O_9^{II} und A_{17}
VI	105	1	105	1	1
VII	135	1.285	120	1,143	0.889
VIII	165	1,571	210	2.000	1.273
IX	195	1.857	240	2,286	1.231
X	180	1.714	255	2.424	1.414

Vergleich des Lendenmarksdurchmessers auf der Höhe der Spinalganglien.

Spinalganglien Nr.	O_9^{II}		A_{17}		
	Durchmesser μ	Verhältnis der Durchmesser (= rel. Durchm.)	Durchmesser μ	Verhältnis der Durchmesser (= rel. Durchm.)	Verhältnis der rel. Durchmesser von O_9^{II} und A_{17}
VI	528	1	534	1	1
VII	576	1.091	587	1.099	1.007
VIII	598	1.133	640	1.198	1.057
IX	523	0.991	619	1.159	1.169
X	331	0.627	523	0.979	1,561

auf der Höhe des VI. Spinalganglions fast gleich ist; beträgt der Unterschied hier doch nur 6 μ. Aber in der Höhe des X. Ganglions besitzt das normale Rückenmark den $1^1/_2$fachen relativen Durchmesser als das anormale. Auch hier kann nur von einer Entwicklungshemmung die Rede sein. Histologisch weist das anormale Rückenmark keine Besonderheiten auf.

Der Verlauf der Beinnerven ist wenigstens bis zum Eintritt in die äußerst krüppeligen Hinterbeine ganz normal, wenn sie auch vielleicht etwas zu dünn sein mögen. Sicher läßt sich das bei dem an sich schon geringen Durchmesser nicht feststellen; man darf es aber nach den im Rückenmark angetroffenen Verhältnissen annehmen. Die Nerven können sehr weit in die krüppeligen Beine hinein verfolgt werden; sie sehen histologisch normal aus.

Die Extremitäten besitzen Knorpelskelet, Muskulatur und Gefäße. Ersteres ist naturgemäß stark deformiert; aber obwohl die Beine im Leben nie bewegt wurden, sind doch die Gelenke angedeutet, das Hüftgelenk ist sogar gut ausgebildet. Zur Erläuterung des Zustandes der

Beine gebe ich drei Abbildungen von Querschnitten durch das rechte Hinterbein.

Fig. 20 zeigt zunächst alle geweblichen Bestandteile des Beines; zugleich tritt eine eigentümliche Deformation des Knorpelskelettes (es handelt sich um den Unterschenkel) zutage. Außer Nerven, Muskeln, Knorpeln, Gefäßen ist noch ein eigentümliches mesenchymartiges Bindegewebe in ziemlich reichlichem Maße vorhanden. Fig. 21 veranschaulicht vor allem, daß die skelettale Knorpelmasse nicht ungegliedert ist, sondern in einzelne Stücke mit Andeutung von Gelenkflächen zerfällt. Eine spezielle Deutung der einzelnen Muskelzüge erscheint kaum möglich, ist für uns auch von keinem Interesse. Was an den Muskelfasern auffällt, sind die zahlreichen Kerne. Im distalsten Bezirk der Extremität fehlt jede Muskulatur; dementsprechend sind auch keine Nerven mehr nachweisbar (Fig. 22). Der Schnitt zeigt nur noch die dicke Epidermis; darunter ein mesenchymartiges Bindegewebe, in dem noch ein Gefäß zu erkennen ist, und endlich den runden Querschnitt zweier dünner Knorpelstäbe, die den Zehen entsprechen. Von den Vorderbeinen gilt ähnliches wie von den Hinterbeinen, doch sind dort die Abweichungen von der Norm nicht so weitgehend. Schulter- und Beckengürtel erscheinen normal.

Ob das linke Auge durch die Mißbildungen in Mitleidenschaft gezogen ist, möchte ich in diesem Falle nicht mit unbedingter Sicherheit entscheiden, obwohl die Ausbildung der einzelnen Schichten der Retina eher einen unvollkommenen als ganz normalen Eindruck macht.

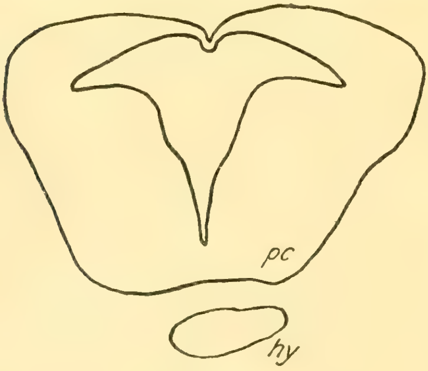
Fall 6. 0_4^{II} vom 15. VI. 12.

Die nähere Beschreibung dieses Objektes wurde bereits oben gegeben (S. 202). Außerdem sei auf Fig. 2 verwiesen. Die Untersuchung erfolgte an Querschnitten.

Besondere Abweichungen des Befundes von den beschriebenen liegen nicht vor; doch ist manches hier stärker ausgeprägt als in den vorstehenden Fällen. Vor allem gilt dies von der Formreaktion des Gehirns. Die Exstirpationsstelle zeigt die gewohnte Beschaffenheit: der rechte Opticus fehlt in Verbindung mit einer geringen Asymmetrie im Zwischenhirn. Die stärkste Mißbildung tritt wieder auf im Mittelhirn. Der linke Lobus opticus ist im ganzen gegenüber dem rechten verkleinert, aber auch der letztere ist nicht frei von Entwicklungshemmung, wie ein Vergleich mit einem normalen Tiere ergibt. Die Ungleichheit der beiden Lobi tritt sehr deutlich nur in den vorderen und mittleren Bezirken zutage. Sie hat zur Folge, daß die mediale

Grenze der Lobi weit nach links über die Mittellinie des Hirns hinübergezogen ist. Außerdem reicht der linke Lobus nicht so weit nach vorn wie der rechte.

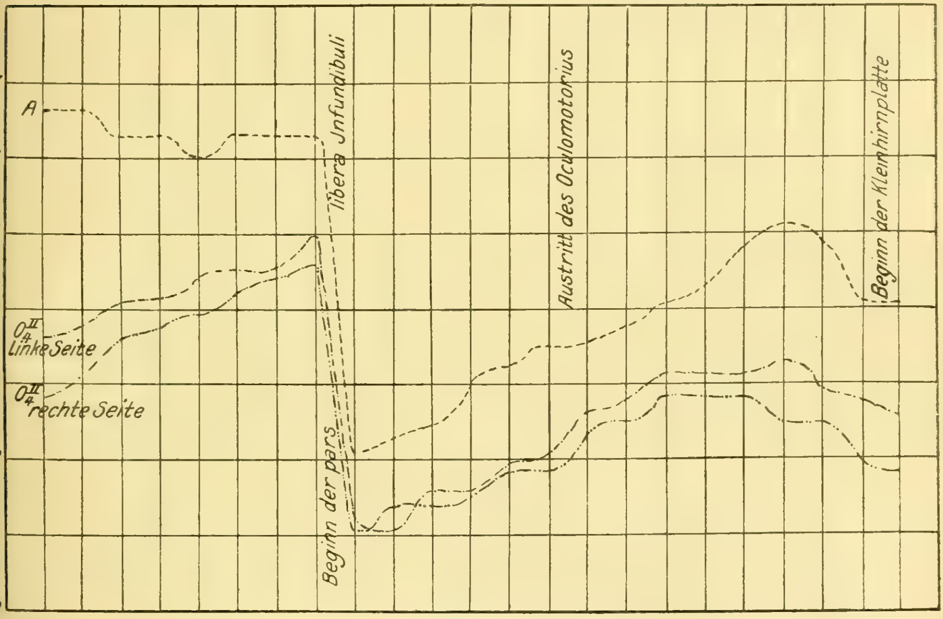
Weiter nach hinten verliert sich die geschilderte Asymmetrie bedeutend. Hier tritt dann etwas andres zutage (Fig. 23 u. 24). Die Figuren geben zwei Querschnitte durch das Mittelhirn unmittelbar vor der Stelle, wo sich das Lumen der eigentlichen Lobi von dem basalen Ventrikellumen abtrennt. Auf dem normalen (Fig. 23) sind im Dache zwei Gruppen von Schichten zu unterscheiden, eine äußere, mehr faserhaltige, und eine innere, sehr zellenreiche Gruppe; die letztere ist durch eine scharf abgesetzte dünne Faserschicht in zwei Lagen geteilt. Diese Schicht (f^3) ist die schon bei vorigem Fall erwähnte äußere molekulare Schicht nach Ecker-Wiedersheims Bezeichnung (1896 II, S. 58). Die Dicke des Daches ist ziemlich beträchtlich bis zur Mitte. Die Lobi ragen mit kräftigen Wölbungen seitwärts über den Basalteil hinaus. Ein ganz andres Verhalten zeigt der entsprechende Schnitt durch das anormale Hirn (Fig. 24). Zunächst einmal ragen die Lobi seitwärts nur wenig und ohne solche starke Auswölbung über den Basalteil hervor. Die stärkste Abnormität zeigt aber der Dachteil. Äußerlich erscheint er bedeutend flacher als normal. Namentlich in der medialen Partie ist die Wandung beiderseits abnorm verdünnt. Die Differenzierung in die beiden vorhin erwähnten Gruppen von Schichten ist vorhanden, aber jede dieser beiden Gruppen zeigt abnormes Verhalten. Die äußere, faserreiche Schichtengruppe zerfällt normal in drei Schichten, zwei Faserschichten, die durch eine dünne zellige Schicht getrennt werden. Alle drei Schichten lassen sich auch hier erkennen, aber besonders die äußere Faserschicht (f^1) ist beiderseits stark reduziert und wenig präzis von der darunter gelegenen Zellschicht abgesetzt (f^1 = Stratum medullare superficiale, Opticusschicht). In der inneren Schichtengruppe fehlt die erwähnte dünne Faserschicht (äußere molekulare Schicht f^3) rechts fast vollständig, links reicht sie, sehr dünn, nicht weit genug dorsal-medianwärts. Die Ähnlich-



Textfig. 10.

Querschnitt durch das Mittelhirn von 0_4^{II} (Fall VI). Vergr. 40. *pc*, Pedunculus cerebri; *hy*, Hypophyse.

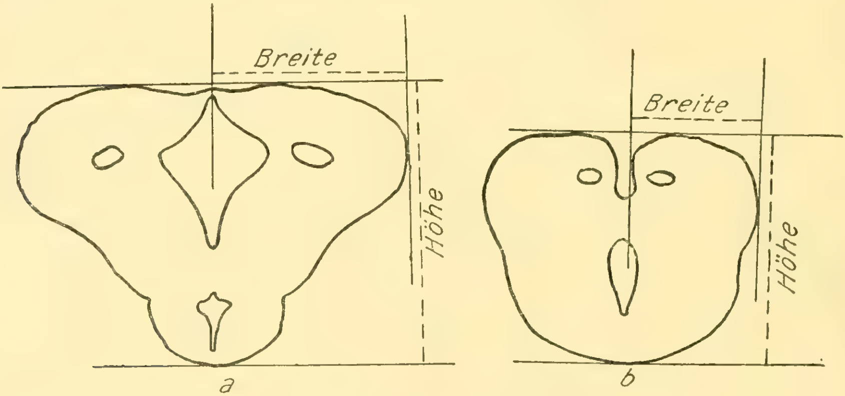
keit dieses Bildes mit einem Mittelhirnquerschnitt nach Exstirpation der linken Hirnbeinanlage und korrelativer Verkrüppelung der andern Beine (1911, Fig. 42) ist so auffallend, daß ich jene Figur hier zum Vergleiche wiederhole (Fig. 25 = Fig. 42, 1911). In letzterem Falle ist die Mißbildung des Daches allerdings noch etwas stärker ausgeprägt. Weiter nach hinten bleibt die geschilderte ungenügende Ausbildung bestehen bis zum Ende der Lobi. Auch der Basalteil des Mittelhirns ist in Mitleidenschaft gezogen, indem der linksseitige Pedunculus cerebri (*pc*) weniger gut entwickelt ist. In geringem Grade ist das zu erkennen auf Fig. 24, besser auf Textfig. 10, die dem mittleren Teil des Mittelhirns entstammt.



Textfig. 11.

Kurven des Höhenindex eines normalen (*A*) und anormalen (0_4^{II}) Mittelhirns (Fall 6). Erklärung im Text. In den Maßtabellen sind Beginn der Pars lib. Inf. und der Austritt des Oculomotorius durch starke Linien angegeben.

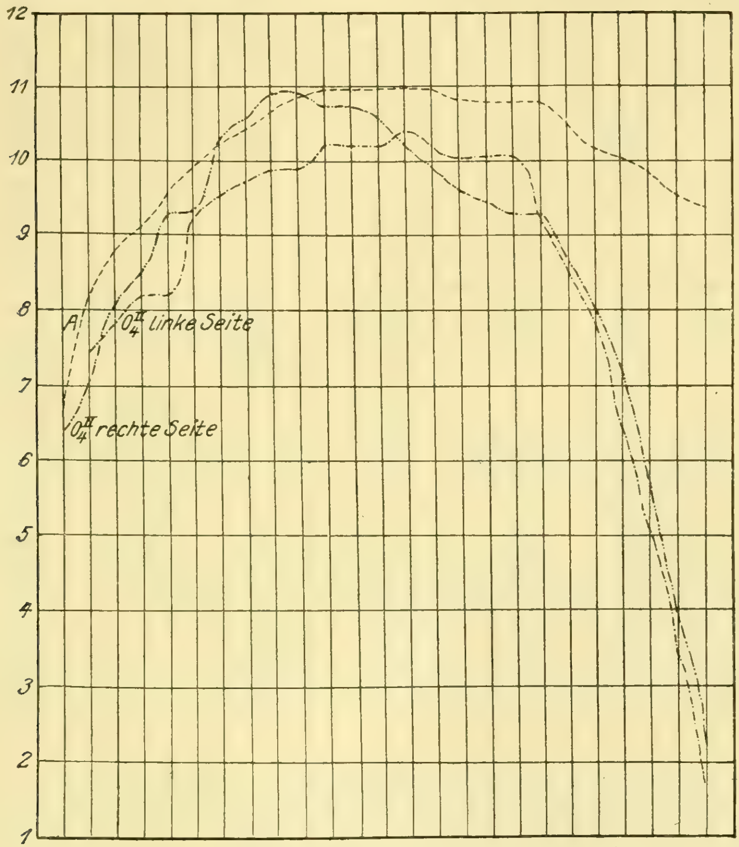
Wie schon im vorhergehenden Falle wurde auch für dieses Mittelhirn der Höhenindex festgestellt und in Maßtabellen und Kurven (Textfig. 11) mit einem normalen Höhenindex verglichen. Zum Verständnis der folgenden Maßtabelle und der Kurven ist oben schon das Nötige gesagt. Als normaler Index ist derselbe gewählt wie in Fall V, der von einem Tier stammt, das in seinem Ausbildungsgrad sehr gut mit dem hier zur Rede stehenden Objekt übereinstimmt. Nur eins ist noch hinzuzufügen. Da beide Hirnhälften sich nicht genau gleich verhalten, wurde für jede ein gesonderter Höhenindex ausgemessen, indem als untere Maßgrenze im Gebiete der Pars affixa Hypophyseos die Tangente an diese, im hinteren Gebiete je die Tangente an dem ventralen Umfang des rechten bzw. linken Hirnschenkels gewählt wurde; als obere Grenze gilt jederseits die horizontale Tangente an das Hirndach. Obwohl nun tatsächlich die linke Hirnhälfte eine etwas stärkere Abweichung von der Norm aufweist als die rechte, scheint dies aus den Kurven der Textfig. 11 umgekehrt hervorzugehen. Das findet aber seine einfache Erklärung darin, daß die Länge des linken Lobus geringer ist als die des rechten (vgl. in der nachstehenden Maßtabelle (S. 226) die geringere Zahl Schnitte links!); also muß sich der Höhenindex (Höhe : Länge) zugunsten der linken Seite etwas verschieben. Die Abweichungen von der normalen Form sind sehr groß, wie die Kurven deutlich zur Anschauung bringen.



Textfig. 12.
Erläuterung der Maßpunkte für die Messung des Mittelhirns; vgl. Text.

Außerdem wurde für diesen Teil auch der Breitenindex festgestellt und mit einem normalen verglichen. Unter Breitenindex ist zu verstehen das Verhältnis der Breite : Länge. Da es nun zweckmäßig ist, beide Hirnhälften wegen ungleicher Ausbildung gesondert zu betrachten, so ist unter Breite zu verstehen der Abstand der Medianlinie von der senkrechten Tangente an dem äußeren Umfange des Lobusquerschnittes. Für den hinteren Bezirk muß aber statt dessen der Abstand der beiden senkrechten Tangenten an dem medialen und lateralen Umfang des Lobus gemessen werden, wie Textfig. 12*b* verdeutlicht.

Die Länge des Lobus ist auch hier gesondert für rechts und links nach der bei Fall V angegebenen Weise gemessen. Die für jeden zweiten Schnitt gemessenen Größen (siehe folgende Maßtabellen) sind in den Kurven der Textfig. 13 zur Anschauung gebracht.



Textfig. 13.

Kurven des Breitenindex eines normalen (*A*) und anormalen (0_4^{II}) Mittelhirns. Erklärung im Text.

Die senkrechten Linien geben wie in den Kurven des Höhenindex homologe Gehirnstellen an. Im übrigen sprechen die Kurven für sich selbst.

Von den Augenmuskeln sind rechtsseitig nur vorhanden der M. rectus medialis und eine Andeutung des M. levator bulbi, der wie Bindegewebe aussieht, da nur sehr spärliche Muskelfasern entwickelt sind. Einen Nervus trochlearis vermochte ich auf der rechten Seite nicht zu entdecken.

Höhenindex des Mittelhirns von 0_4^{II} 15. VI. 12.

(Höhe : Länge.) Vgl. Tabelle S. 216.

1 Teilstr. = 24 μ.

Linke Seite				Rechte Seite		
Teilstr.	μ	Index		Teilstr.	μ	Index
—	—	—	Länge der Lobi optici	40	960	1,280
—	—	—		40	960	1,280
—	—	—		41	984	1,312
40	960	1,362		42,5	1020	1,360
41	984	1,396		43	1032	1,376
41,5	996	1,413		43,5	1044	1,392
42,5	1020	1,447		44,5	1068	1,424
42,5	1020	1,447		45	1080	1,440
44	1056	1,498		46	1104	1,458
33	792	1,123	47 Schnitte = 47 · 15 = 705 μ | links 50 Schnitte = 50 · 15 = 750 μ | rechts	34,5	828	1,104
32,5	780	1,106		35,5	852	1,136
34	816	1,157		35,5	852	1,136
34	816	1,157		36	864	1,152
35	840	1,192		37	888	1,184
35,5	852	1,209		37	888	1,184
37	888	1,260		38,5	924	1,232
37,5	900	1,277		39	936	1,248
38,5	924	1,311		40	960	1,280
38,5	924	1,311		40	960	1,280
38,5	924	1,311		40	960	1,280
39	936	1,328		39	936	1,248
38	912	1,294		39	936	1,248
37,5	900	1,277		37,5	900	1,200
37	888	1,260		37	888	1,184

Das Chondrocranium ist nicht so stark mißgebildet, wie in den ersten beschriebenen Fällen. Immerhin ist die typische Beeinflussung recht deutlich: starke Verdickung der orbitotemporalen Seitenwand, geringe Verschiebung der otischen Region nach vorn, starke Verengerung des durch Bindegewebe verschlossenen Foramen opticum der rechten Seite. Das Foramen N. trochlearis fehlt rechts.

Da der vorhergehende Fall über das Verhalten des Rückenmarks und der Extremitäten genügenden Aufschluß gegeben hat, wurde es hier nicht näher untersucht, da nichts Neues zu erwarten war.

Das linke Auge, dessen Beschaffenheit schon bei der Konservierung auffiel (vgl. S. 202) zeigt auf den Schnitten ebenfalls bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. Von Lidbildungen, die normal schon auf einem etwas jüngeren Stadium deutlich werden, ist keine

Spur vorhanden. Der Bulbus oculi ist auffallend klein. Die Retina hat eine merkwürdige Beschaffenheit; zwar sind die Schichten alle vorhanden, aber sie ist derartig mit kleinen Lücken durchsetzt, daß man sie unmöglich als normal ansprechen kann; auch die Stäbchenschicht zeigt mangelhafte Ausbildung. Das Pigment dieser Schicht ist zu einer einheitlichen Masse zusammengezogen, in der die parallele straffe Anordnung der Stäbchen nicht zu erkennen ist; letztere sind überhaupt nur undeutlich wahrzunehmen, ganz im Gegensatz zum normalen Verhalten, wo diese Schicht schon in der Anordnung des Pigments die pallissadenförmige Stäbchenreihe erkennen läßt.

Fall 7. 0_5^{II} vom 15. VI. 12.

Beschrieben wurde das Objekt bereits oben (S. 201); die verkrüppelten Hinterbeine sind in Fig. 5 zur Darstellung gebracht. Das Objekt wurde in Frontalschnitte zerlegt.

Der Fall bietet nichts Neues mehr. Das Gehirn ist durch den Augenausfall in der typischen Weise beeinflußt. Die Augenmuskeln der rechten Seite sind nur in geringen Rudimenten erhalten; identifizieren läßt sich nur mit Sicherheit der M. levator bulbi. Dementsprechenden Zustand zeigen auch die zugehörigen Nerven.

Am Chondrocranium wird das wiederholt beschriebene Verhalten beobachtet: Verdickung der Seitenwand, Vorlagerung der otischen Region. Ein verengertes Foramen opticum ist rechts vorhanden. Über die Beschaffenheit der Extremitäten ist nach der Beschreibung des Falles V nichts Neues zu erwähnen. Da die Kümmerung der Gliedmaßen hier nicht soweit geht wie dort, ist auch die Ausbildung des Skelettes und der Muskulatur mehr dem normalen Zustand angenähert; das gleiche gilt vom spinalen Nervensystem. Obwohl die einzelnen Abschnitte der Hinterbeine nicht durch scharfe Winkelstellung gegeneinander abgesetzt sind, sondern nur durch rundliche Biegung, so sind doch im Knorpelskelet die Gelenke angelegt.

Ob das linke Auge ganz normal ist, lasse ich dahingestellt. Immerhin gewinnt man den Eindruck, als ob die Retina nicht so ganz vollkommen entwickelt sei; sie erscheint, obwohl alle Schichten vorhanden sind, verhältnismäßig dünn; die Stäbchenschicht ist ziemlich dünn und weniger weit peripherwärts ausgedehnt, als das im normalen Tier der Fall ist. Wenn auch diese Abweichungen vielleicht zu unbedeutend sind, als daß man von einer anormalen Ausbildung reden könnte, so erscheinen sie doch bemerkenswert.

Breitenindex des Mittelhirns von 0_4^{II} 15. VI. 12.

(Verhältnis von Breite: Länge der Lobi optici.)

1 Teilstr. = 24 μ,

Linke Seite				Rechte Seite		
Teilstr.	μ	Index		Teilstr.	μ	Index
22	528	0,746	Länge der Lobi optici links 47 Schnitte = 15 · 47 = 705 μ rechts 50 » = 15 · 50 = 750 μ	20	480	0,64
23	552	0,783		22	528	0,704
24	576	0,817		25	600	0,800
24	576	0,817		26,5	636	0,848
27	648	0,919		29	696	0,928
28	672	0,953		29	696	0,928
28,5	684	0,970		32	768	1,024
29	696	0,987		33	792	1,056
29	696	0,987		34	816	1,088
30	720	1,021		34	816	1,088
30	720	1,021		33,5	804	1,072
30	720	1,021		33,5	804	1,072
30,5	732	1,038		33	792	1,056
30	720	1,021		32	768	1,024
29,5	708	1,004		31	744	0,992
29,5	708	1,004		30	720	0,960
29,5	708	1,004		29,5	708	0,944
27	648	0,919		29	696	0,928
25	600	0,851		29	696	0,928
23	552	0,783		27	648	0,864
19	456	0,646		25	600	0,800
15	360	0,510		22,5	540	0,720
10	240	0,340		18	432	0,576
5	120	0,170		12	288	0,384
				7	168	0,224

Mit diesem Falle möge die Beschreibung der Befunde geschlossen werden, weil alle Fälle eine gute Übereinstimmung zeigen, so daß weitere Schilderungen überflüssig sind.

Anhang zur anatomischen Untersuchung.

Anfang Juni 1912 erhielt ich ein großes kräftiges Exemplar von *Alytes obstetricans,* dem das rechte Auge fehlte. Der äußere Befund bot nicht viel Besonderheiten. An Stelle des rechten Auges ein kurzer etwa 1 mm langer Lidspalt, der aber nicht tief in das Innere führt und oben und unten von zwei derben Hautfalten, die sich mit ihrer freien Kante aneinander legen, begrenzt wird. Diese Falten zeigen die gleiche Farbe und Beschaffenheit wie die Körperhaut. Sonst ist am Kopf nichts Auffallendes; das linke Auge ist normal. Das Gehirn

Breitenindex des normalen Mittelhirns.

1 Teilstr. = 24 μ. Index = Breite : Länge.

Teilstr.	μ	Index	
21	504	0,6588	
26	624	0,8156	
28	672	0,878	
29	696	0,91	
30,5	732	0,956	
31,5	756	0,988	
32,5	780	1,019	
33	792	1,035	
34	816	1,066	
34,5	828	1,082	Länge der Lobi optici = 51 · 15
35	840	1,098	= 765 μ
35	840	1,098	
35	840	1,098	
35	840	1,098	
35	840	1,098	
34,5	828	1,082	
34,5	828	1,082	
34,5	828	1,082	
34,5	828	1,082	
33,5	804	1,051	
32,5	780	1,019	
32	768	1,004	
31,5	756	0,988	
30,5	732	0,956	
30	720	0,941	
28	672	0,878	
26	624	0,8156	

wurde herausgenommen und in eine Querschnittserie zerlegt. Der rechte Nervus opticus fehlt vollständig; der linke Lobus opticus ist im ganzen bedeutend verkleinert, so daß er an Höhe und Breite hinter dem rechten weit zurücksteht. Leider verunglückte mir die Schnittserie beim Färben. Gleichwohl möchte ich ein Gesamtbild des Gehirns in Fig. 26 zur Darstellung bringen, da sie zu einem Vergleich mit den beschriebenen Froschgehirnen vorzüglich geeignet ist.

An einigen Schnitten, die brauchbar blieben, kann mit Sicherheit festgestellt werden, daß im linken Lobus alle Schichten vorhanden sind, die aber entsprechend dem geringeren Gesamtdurchmesser nicht die normale Dicke erreichen. Daraus und aus der normalen Beschaffenheit des Schädels sowie dem Vorhandensein der Lidspalte geht hervor, daß das Tier das Auge zwar im jugendlichen Alter, aber doch sicher nach völligem Abschluß der Metamorphose verloren hat. Der Opticus ist atrophiert; die Differenz zwischen rechtem und linkem Lobus opticus beruht hauptsächlich auf Wachstumshemmung im linken.

VI. Zusammenfassung.

Fassen wir die an *Rana fusca* gewonnenen Ergebnisse kurz zusammen, so ergibt sich folgender einfacher Tatbestand.

Wird jungen Froschlarven (*Rana fusca*) frühzeitig ein Auge exstirpiert, wobei die Wunde nach Möglichkeit auf den Bulbus oculi beschränkt wird, so treten neben atrophischen Vorgängen in weitgehendem Grade korrelative Störungen der Entwicklung auf.

Der Opticus des exstirpierten Auges atrophiert vollständig ohne Spuren und auch ohne in seinem centralen Verlauf im Zwischen- und Mittelhirn Degenerationszeichen zu hinterlassen. Dementsprechend zeigt das Zwischenhirn gegen Ende der Metamorphose eine leichte Asymmetrie. Auch im Mittelhirn kommt bei relativ älterem Ausgangsmaterial (Serie 0^{I} 1911) eine Asymmetrie zustande, die in besonders starkem Grade in den Lobi optici ausgeprägt ist. Nach Exstirpation des rechten Auges ist der linke Lobus im ganzen bedeutend verkleinert, obwohl alle seine Gewebsschichten nachgewiesen werden können. Ferner weist das linke Corpus quadrigeminum posterius eine relative Verkleinerung auf, ebenso der Querschnitt des linken Pedunculus cerebri.

Da auch hierbei Verkrüppelungen der Beine auftreten können, so ist es auch nicht verwunderlich, daß leichte Größenminderung sich auch im Lendenmark bemerkbar macht (Fall II).

Die Stelle des fehlenden Auges wird von lockerem Bindegewebe, sowie es auch sonst im Körper vorkommt, ausgefüllt. Das Integument unterscheidet sich nicht von der übrigen Körperhaut.

Die Augenmuskeln sind nicht immer vollzählig vorhanden, sie können durchaus fehlen. Dementsprechend fehlen auch die zugehörigen Nerven oder sind relativ schwächer entwickelt. Der Verlauf der übrigen Nerven der Orbitalregion kann wesentlich gestört sein, so daß der Ramus ophthalmaticus nervi trigemini innerhalb der Schädelkapsel verlaufen kann (Fall II, III, IV), wobei dann eine anormale Austrittsöffnung vorhanden ist.

Weitgehende Anomalien weist auch das Chondrocranium auf. Sie bestehen im allgemeinen in einer bedeutenden Verdickung der rechten lateralen Wand der Orbito-Temporalregion, Vorlagerung der

Capsula auditiva, und Fehlen oder meist nur starke Verengerung der Austrittsöffnungen (besonders Foramen opticum) der fehlenden Nerven. Ferner kann das Visceralskelet (Palatoquadratknorpel) der Exstirpationsseite eine Formänderung aufweisen (Fall II u. III).

Das unverletzte linke Auge ist meist normal gebildet, doch können Entwicklungsstörungen besonders in der Retina beobachtet werden (Fall III).

Auch die Extremitäten sind in den meisten Fällen normal entwickelt, doch treten öfters Krüppelbildungen auf, die sich in leichten Fällen auf die distalen Glieder beschränken, in schwereren auch weiter auf die proximalen Teile erstrecken können.

Geht man von etwas jüngerem Operationsmaterial aus (Serie 0^{II}, 1912), so kommen zu den erwähnten Mißbildungen noch andre hinzu, die aber nur einen gesteigerten Grad jener darstellen.

Insbesondere bleibt die anormale Ausbildung des Mittelhirns nicht auf die linke Seite beschränkt, sondern kann auch auf die rechte übergreifen, so daß fast symmetrische Bilder entstehen. Immer aber ist die linke Seite stärker in Mitleidenschaft gezogen als die rechte. Die symmetrischen Formminderungen zeigen sich in erster Linie im Dachteile der Lobi optici, der dann abnorm relativ verdünnt ist. Auch liegt nicht nur eine geringere Größenentwicklung vor, sondern bestimmte Faserschichten fehlen oder sind auffallend wenig entwickelt (Fall V u. VI).

Auch das spinale Nervensystem zeigt eine sehr starke Formreaktion in Verkleinerung des Rückenmarksquerschnittes und der zu den Extremitäten gehörigen Spinalganglien (Fall V).

Die Extremitäten zeigen außerordentlich starke Mißbildungen, doch sind alle geweblichen Bestandteile (Nerven, Muskeln, Gefäße, Skelet) vorhanden. Selbst in vollständig verkrüppelten und absolut unbewegten Gliedmaßen sind die Knorpelteile gelenkig voneinander abgesetzt.

Degenerationszeichen in irgendwelchem Gewebe sind in keinem Falle beobachtet worden.

Beim Zustandekommen der Formreaktion des Centralnervensystems sind Atrophie und auf Korrelationsstörung beruhende Entwicklungshemmungen gemeinsam beteiligt; jene allerdings nur in untergeordnetem Maße. Die Atrophie spielt nur eine Rolle für den Ausfall des Opticus und der eventuell fehlenden Hirnnerven; denn diese waren zur Zeit der Operation bereits in gewisser Ausbildung vorhanden und sind daher sekundär verschwunden. Auf die zahlreichen Arbeiten, welche auf dieser sekundären Atrophie von Teilen des Nervensystems fußen, braucht hier nicht näher eingegangen zu werden; sie sind in genügendem Maße in meiner Untersuchung über Beinexstirpation (1911) berücksichtigt worden. Bei diesen Atrophien bleiben keine degenerierten Gewebe zurück, es handelt sich stets um einfachen Schwund ohne Degenerationen. Es ist nicht auszuschließen, daß dafür u. a. auch der Ausfall funktioneller Beziehungen verantwortlich gemacht werden kann, wenn auch der Ausfall der Funktion bei den noch ganz unvollkommen entwickelten Organen nicht so einschneidend wirkt wie beim fertig entwickelten Tier. Als zweites Moment kommt sicher in Frage die Störung der Entwicklungskorrelation, die für einen andern Teil der Mißbildungen allein verantwortlich zu machen ist. Die sekundäre Atrophie ist auch von Wichtigkeit für den Eintritt der Asymmetrie im Zwischenhirn, weil hier die centralen Bahnen des Opticus schon auf dem Ausgangsstadium in gewissem Grade vorhanden sind.

Betrachten wir aber die Formminderung im Mittelhirn und den übrigen Teilen des Centralnervensystems, so kann Atrophie dafür kaum in Frage kommen, ebensowenig der Ausfall der funktionellen Beziehungen. Besonders einleuchtend wird dies im Dachteil des Mesenkephalon. Denn wie ich auch 1911 (S. 298) betonte, als Atrophie kann nur bezeichnet werden, das Schwinden schon vorhandener Teile. Wenn aber im Dachteil der Lobi optici bestimmte Faserschichten fehlen, oder wenn dieser Hirnteil weniger gut ausgebildet ist als normal, so handelt es sich um primäre Unterdrückung oder primäre Entwicklungshemmung, denn zur Zeit der Operation ist das Dach des Mittelhirns noch garnicht differenziert. Die später ungenügend entwickelten Teile sind also noch garnicht vorhanden, können also auch nicht sekundär schwinden. Aus dem gleichen Grunde kommt auch der Ausfall der Funktion nicht in Betracht, wie namentlich aus der Entwicklungshemmung des Lendenmarks und der Spinalganglien bei gänzlicher Verkümmerung der Gliedmaßen hervorgeht. Denn eine Funktion dieser Beine, wenn sie nur kleine knollige Bildungen darstellen, ist zu allen Zeiten ausgeschlossen. Die ausgefallenen Reize sind also korrelativer Natur, es sind morphogenetische Reize, deren Existenz namentlich auch bei der Mißbildung des Chondrocraniums zutage tritt.

Daß die durch den Ausfall oder die Veränderung dieser Korrelationsreize verursachte Entwicklungshemmung nicht beschränkt bleibt auf die zu dem verletzten Opticus unmittelbar in Beziehung stehenden Centren, wird nach den Ergebnissen meiner Versuche über Beinexstirpation (1911) nicht mehr verwunderlich erscheinen; darum genügt hier die einfache Feststellung der Tatsache.

Ebenso findet die Erscheinung, daß im Anschluß an eine Entwicklungshemmung nervöser Centren die zugehörigen peripheren Organe (Extremitäten) korrelative Mißbildungen aufweisen, in jener Untersuchung (S. 312 ff.) eine hinreichende Erklärung.

In Analogie zu der Erscheinung, daß nach frühzeitiger Exstirpation einer Beinanlage die übrigen Extremitäten verkümmern, wird man vielleicht zunächst nach einseitiger Augenexstirpation eine besonders starke Hemmung des nichtverletzten Auges erwarten. Nun konnte ja wenigstens in einigen Fällen festgestellt werden, daß das nichtoperierte Auge Mängel aufweist, wenn es auch meistens normal gebaut erscheint, während in vielen Versuchen die Gliedmaßen einen hohen Grad von Beeinflussung zeigen. Nur auf den ersten Blick kann das befremdend erscheinen. Denn auf dem Operationsstadium ist das Auge schon relativ weit entwickelt, also der korrelativen Beeinflussung schon mehr entzogen als die Extremitäten, welche eben erst angelegt werden.

Daß der hier geltend gemachte Gesichtspunkt zutrifft, geht namentlich daraus hervor, daß in der Serie 0^{II} (1912), bei deren Ausgangsmaterial die Beinanlagen jünger waren als bei der Operation der Serie 0^{I} (1911), mehr und stärkere Beinmißbildungen vorhanden sind als in der Serie 0^{I}.

Die Wirkung der Korrelationsstörung tritt nicht sofort zutage. Der nichtverletzte Korrelationskomponent entwickelt sich zunächst noch in normaler Richtung weiter, so daß beispielsweise das Mittelhirndach trotz der Entwicklungshemmung noch eine weitgehende Differenzierung erlangen kann, obwohl gleich nach der Operation die für die normale Entwicklung so notwendigen Korrelationsreize fehlen. Wir finden also auch bei vorliegenden Versuchen wieder die eigentümliche Erscheinung, als deren Grundlage ich 1911 (S. 327) die »biologische Trägheit« bezeichnet habe. Aus eben diesem Grunde ist ein relativ weit entwickeltes Organ (Auge) der Beeinflussung nicht so sehr ausgesetzt als ein noch mehr indifferentes (Bein), weil jenes bei Wirksamwerden der Korrelationsstörung seine Entwicklung schon mehr oder minder abgeschlossen haben kann. Außerdem ist zu beachten, daß die ersten Wirkungen dieser Beeinflussung celluläre Prozesse betrifft, die unsrer Beobachtung nicht zugänglich sind (vgl. 1911, S. 314). Aus denselben Gedankengängen heraus findet man in der Ontogenese auch nicht einmal abhängige, das andre Mal unabhängige Differenzierung in ein und demselben Organkomplex, sondern ein so ungleiches Verhalten ist zurückzuführen auf die komplizierte Natur der Korrelation (1911).

Die Korrelationen zwischen dem peripheren Organ und dem centralen Nervensystem sind nicht bloß einfache Größenbeziehungen derart, daß bei fehlender oder geringer Ausbildung des einen Gliedes der Korrelationskette die anderen nur in der Größe, also nur im Wachstum zurückbleiben. Nach dem Verhalten des Mittelhirns in manchen Fällen könnte das zunächst so scheinen, wenn die anormale Formbildung nur in der geringeren Größe dieses Hirnteils sich kundgibt, während die gewebliche Schichtung offenbar normal ausgebildet ist. Dem widersprechen aber die Fälle, in denen ein Ausfall ganz bestimmter Faserschichten zu verzeichnen ist, und auch Mißbildungen der Extremitäten, die ja nicht bloß in einer allgemeinen Größenreduktion der Gliedmaßen bestehen, sondern eine wirklich mangelhafte Bildung der einzelnen Abschnitte darstellen. Diese Mißbildungen stimmen durchaus überein mit den in der Abhandlung 1911 beschriebenen, auch was ihre gewebliche Zusammensetzung anbelangt.

Was an ihnen besonders interessieren muß, ist die Tatsache, daß in den nur knollenförmigen, äußerlich höchst unvollkommen gegliederten Bildungen im Knorpelskelet die Gelenke angelegt oder doch wenigstens deutlich angedeutet sind, obwohl eine Funktion, insbesondere ein Bewegen der einzelnen Abschnitte gegeneinander gänzlich ausgeschlossen ist und am lebenden Objekte nie (wenigstens bei hochgradigen Kümmerungen) beobachtet wurde. Wenn wir auch der Gliederung des Wirbeltierskelettes einen kinetischen Charakter zuschreiben müssen, d. h. wenn wir auch die Differenzierung der Muskulatur als das Primäre und die Gliederung des Skelettes als das Sekundäre auffassen müssen, so ist hier offenbar bereits ein sekundärer Zustand vorhanden, in dem die Gliederung des Skelettes selbständig, unabhängig (vgl. dazu u. a. Braus 1909, S. 284) von der Funktion eintritt.

Die Korrelationsketten Auge-Nervensystem-Auge und Auge-Hirn-Rückenmark-Extremität bilden eine wichtige Parallele zu den bereits bekannten echten Entwicklungskorrelationen und einen weiteren Beitrag zum Verständnis der Entwicklungsgesetze überhaupt; als echte Entwicklungskorrelation ist die formbildende Beeinflussung eines Organs durch ein andres dann zu bezeichnen, wenn diese Beeinflussung unmittelbar durch specifische, morphogenetische Reize geschieht, nicht durch ein drittes Moment, wie etwa in den sogenannten chemischen

Korrelationen, bei denen etwa ein in dem einen Organ gebildetes inneres Secret die Formbildung eines entfernt liegenden Organs beeinflußt.

Die Existenz oben genannter Korrelationen wurde zuerst für *Rana fusca* erwiesen. Namentlich aus der zusammenfassenden Arbeit Spemanns (1912) geht hervor, daß oft nahe verwandte Formen im Auftreten von Entwicklungskorrelationen große Unterschiede zeigen können. So entwickelt sich bei *Rana fusca* die Augenlinse korrelativ zum primären Augenbecher, d. h. ihre Entwicklung unterbleibt, wenn der Augenbecher unterdrückt wird, während bei *Rana esculenta* diese Korrelation nicht besteht, die Linse sich also auch ohne Augenbecher bildet. Wenn diese Tatsache davor warnt, spezielle Fälle von Entwicklungskorrelationen ohne weitere Prüfung zu verallgemeinern, so trifft das für die Annahme des allgemein korrelativen Charakters der Entwicklung als des primären Zustandes nicht zu. Die unabhängige Entwicklung gilt dann als ein sekundärer Zustand, der auch bei nahestehenden Formen in ungleichem Grade (vgl. die Linsenentwicklung von *Rana esculenta* und *Bombinator pachypus*) erworben sein kann, so daß dann eine wechselseitig entsprechende Ausbildung der einzelnen Komponenten anderweitig gewährleistet wird als durch unmittelbar wirkende Entwicklungskorrelation. Jedenfalls bieten so die vorhergehenden aufgedeckten Beziehungen einen weiteren Beleg für die Verbreitung des korrelativen Charakters der Entwicklung ganz allgemein.

Interessant ist das Verhalten des Integuments an der Exstirpationsstelle besonders bei dem Material der Serie 0^{II}. Bei der Exstirpation war hier das später zur Conjunctiva sich umbildende Integument, das also später ganz durchsichtig wird, noch reichlich mit Pigment durchsetzt, so daß es sich kaum von der übrigen Körperhaut unterschied. Bei der Operation wird es mitentfernt, bildet sich aber sehr bald durch den Wundverschluß neu. Interessant ist es nun, daß dieses Regenerat die Beschaffenheit der Körperhaut beibehält, vor allem also später stets ebensoviele Chromatophoren führt wie diese. Auch die Anlage der Lidfalten und der Nickhaut unterbleibt an der Exstirpationsseite vollständig. Wieweit und ob hier Entwicklungskorrelationen vorliegen, muß erst noch durch besondere Experimente untersucht werden, die bereits in Angriff genommen sind und schon Resultate geliefert haben, auf die ich in einer folgenden Abhandlung zurückkommen werde.

Die Mißbildungen des Chondrocraniums zeigen besonders deutlich, daß die für die normale Formgestaltung wichtigen Reize der einzelnen Organe aufeinander nicht funktioneller Natur sind. Durch den Ausfall des Bulbus oculi entsteht in der Orbitalgegend eine große Lücke, die auf verschiedenem Wege ausgefüllt wird. Einmal entwickelt sich dort Bindegewebe, was weiter nichts Auffälliges darstellt, da dieses überall in der Umgebung vorhanden ist und leicht in das freigewordene Gebiet einwachsen kann. Dann aber wird die Capsula auditiva vorgelagert und an ihrer Vorderwand der Knorpel eventuell noch besonders verdickt; endlich verdickt sich die Seitenwand des Knorpelcraniums in der Orbito-Temporalregion bedeutend und wird außerdem noch häufig nach außen ausgebogen.

Es ist ohne weiteres abzuweisen, daß diese abnorme Ausdehnung des Knorpels in die Orbitalgrube hinein darauf zurückgeht, daß infolge des Ausfalls des Auges der mechanische Widerstand in dieser Gegend fehlt, denn der bewegliche und leicht verschiebbare Augenbulbus ist als ein durch mechanischen Druck wirkendes Widerlager höchst ungeeignet. Vielmehr ist für die abnorme Ausdehnung der genannten Knorpelteile das Fehlen bestimmter Reize verantwortlich zu machen, die sonst von dem Bulbus oculi auf die Umgebung ausgeübt und immerhin letzten Endes auf Berührungsreize zurückgeführt werden mögen. Durch das Bestehen dieser Reize wird normal die Entwicklung des Knorpels in bestimmten Grenzen gehalten; fehlen sie, so wird die Ausdehnung und Formbildung der Knorpelteile eine unsichere, so daß sogar Nerven, die normal außerhalb des Cavum cranii verlaufen, in dieses eingeschlossen werden können. Namentlich an diesen Beobachtungen scheitert die Erklärung der Schädelmißbildung aus rein mechanischen Momenten.

Auch in der Ausbildung des abnormen Foramens für den Austritt des eingeschlossenen Ramus ophthalmicus nervi trigemini treten uns die Wirkungen solcher Entwicklungsreize entgegen. Der Nerv bricht sich ja keine Öffnung in die Knorpelwand, er ist ja in seinem ganzen Verlauf schon eher da als diese. Vielmehr bleibt in der sich an abnormer Stelle bildenden Knorpelplatte infolge von Reizen, die von den Nerven ausgehen, eine Lücke ausgespart; diese Reize mögen vielleicht auch in der einfachen Berührung des Nerven und der Knorpelanlage ihre Erklärung finden. An einen mechanischen Widerstand des Nerven gegenüber dem viel festeren Knorpelgewebe ist nicht zu denken. Der Gedanke, daß ja an der Stelle des Nerven sich kein Knorpel bilden könne, weil dort das Ausgangsgewebe dafür fehlt, genügt allein nicht zur Erklärung, da die Durchlaßöffnung nicht bis hart an den Nerven heranreicht, was sie dann doch tun müßte, zumal bei Fehlen eines Nerven, mit andern Worten bei Fehlen der oben genannten Reize, die Tendenz besteht, ein im Knorpelcranium gebildetes Foramen zu verengern bzw. zu verschließen (vgl. Foramen opticum). Fehlen die austretenden Nerven, so werden ihre Foramina mindestens stark verengt oder sogar ganz geschlossen. In ersterer Erscheinung tritt eben wieder die Wirkung der biologischen Trägheit zutage, welche die Entwicklungsanlagen noch in Tätigkeit treten läßt, ohne daß die Veranlassung dazu noch vorhanden ist.

Schwieriger gestaltet sich die Erklärung der Mißbildung des Visceralskelettes (Palatoquadratum). Man könnte zunächst geneigt sein, seine mangelhafte Ausbildung auf Verletzung bei der Operation zurückzuführen, da das Palatoquadratum dabei wenigstens in vorknorpeliger Anlage oder schon als knorpelige Bildung vorhanden ist. Allerdings war bei den gleich nach der Operation fixierten Tieren eine solche Verletzung nicht vorhanden. Es spricht aber vor allem dagegen die große Regenerationsfähigkeit auch des Knorpels bei Amphibienlarven, die allgemein bekannt ist. Da seit der Operation bis zur Untersuchung immer eine lange Zeit verflossen ist, hätte eine Regeneration längst eintreten können. Ferner zeigt ja auch an andern Stellen (Processus quadrato-cranialis anterior) dieser Knorpel wenigstens in einem Falle Hypertrophie. Wir haben es hier also wohl offenbar mit Störungen von Entwicklungsbeziehungen zu tun, die vor der Hand nicht ganz geklärt werden können. Erschwert wird die Deutung des Befundes noch durch den Umstand, daß der Palatoquadratknorpel in seiner ursprünglichen Ausdehnung ein vergängliches Gebilde darstellt, das in der Metamorphose außerordentlich starken Umformungen unterworfen ist. Auch an andern Formen sind neuestens am Schädel Entwicklungsanomalien nach Zerstörung umschriebener Partien festgestellt worden, die weder auf eine Verletzung noch auf Aufhebung funktioneller Beziehungen zurückgeführt werden können. K. LANDSBERGER (1911) hat jungen Hunden aus der einen Hälfte des Unterkiefers die Zahnanlagen entfernt und außer andern Störungen starke Anomalien des Hirnschädels und des Nasenskelettes erhalten. Hier liegt offenbar noch ein sehr dankenswertes Forschungsgebiet vor.

Die nicht vorhandenen Augenmuskeln fehlen offenbar infolge Zerstörung bei der Operation, die dann auch Atrophie der zugehörigen Nerven zur Folge hatte.

Veranlassung zu dieser Untersuchung war der Versuch, das centrale Opticusgebiet von den im Mittelhirn nachgewiesenen zu den Extremitäten in Beziehung stehenden Centren zu trennen. Dieser Versuch muß leider als nicht vollständig gelungen bezeichnet werden, doch wird das ja vollauf wettgemacht durch die sonstigen Ergebnisse der Untersuchung. Über die Lokalisation des Auges im Mittelhirn, d. h.

die centralen Endigungsgebiete des Opticus an sich war nichts Neues zu erwarten. Näheres dazu wolle man vergleichen bei Ecker-Wiedersheim (1896 II, S. 120). Daß die im Zwischenhirn vorhandenen Opticusendstätten keine auffällige Formreaktion zeigen, ist auf den geringen Umfang dieser Centren bei noch recht geringer Gesamtgröße des Gehirns zurückzuführen; man wird daher ein Abweichen derselben von symmetrischer Ausbildung garnicht wahrnehmen, wie es ja schon schwer ist, die durch den Ausfall der zum Mittelhirn ziehenden Hauptteile des Opticus im Zwischenhirn erzeugte Asymmetrie zu erkennen.

Schon die Arbeit von Steinitz (1906) fußt auf der Exstirpation der Augen bei jungen Froschlarven. Das Ergebnis war ein Zurückbleiben des Mittelhirndaches im ganzen. Im einzelnen konnte eine bedeutende Verschmälerung der »Opticusschicht« oder des »oberflächlichen Marks« des Mittelhirndaches nachgewiesen werden. »Die übrigen Lagen dieses . . . Gehirnteiles sind . . . in normaler Weise differenziert. . . . Da jedoch die Verschmälerung der Opticusschicht allein bei weitem nicht ausreicht, um die starke Abflachung der Lobi optici zu erklären, so müssen wir als weitere Ursache für die Massenreduktion des Mittelhirndaches Ausfälle annehmen, die sich ziemlich gleichmäßig auf alle oder wenigstens auf mehrere Schichten verteilen und deshalb nur durch die Verkleinerung des gesamten Hirnteiles bemerkbar werden« (S. 562). Damit stimmen meine Endergebnisse durchaus überein. Insbesondere konnte auch eine starke Reduktion der »Opticusschicht«, der obersten peripheren Faserschicht des Mittelhirndaches (vgl. Ecker-Wiedersheim 1896) nachgewiesen werden. Daß nicht allein diese Schicht, sondern auch alle andern Schichten des Mittelhirndaches von der Hemmung betroffen sind, so ja besonders charakteristisch auch die »äußere moleculare Schicht«, so daß eine Gesamtverkleinerung des Lobus eintritt, ist leicht erklärlich. Denn einmal erhält der Opticus Fasern aus verschiedenen Zellschichten (Ecker-Wiedersheim 1896 II, S. 120), dann steht das Stratum medullare superficiale in Verbindung mit den andern Schichten (vgl. ebenda, S. 51), so daß durch die sehr zahlreich vorhandenen mannigfachen Verbindungen die Möglichkeit einer allgemeinen Hemmung ohne weiteres gegeben ist. Merkwürdigerweise wurde 1911 nach Beinexstirpation ebenfalls eine starke Reduktion dieser Faserschicht beobachtet, wie die in dieser Abhandlung (Fig. 25 = Fig. 42 1911) wiederholte Figur aufs deutlichste dartut. Überhaupt zeigen die Reaktionen im Mittelhirn nach Bein- bzw. Augenexstirpation, wie schon oben (S. 223) betont wurde, eine merkwürdige Übereinstimmung, die hauptsächlich sich dadurch unterscheidet, daß bei Beinexstirpation in erster Linie die gleichseitige, bei Augenexstirpation die gekreuzte Mittelhirnhälfte reagiert. Ein Vergleich der Fig. 30, 1911, mit der Fig. 14 dieser Abhandlung zeigt auch, daß in beiden Fällen eine Reaktion des Corpus quadrigeminum posterius eingetreten ist. Auch die Verkleinerung des Lobus opticus im ganzen wird bei beiden Versuchsreihen beobachtet. Aus diesen Tatsachen sowie aus der Tatsache, daß in vorliegenden Versuchen an die Entwicklungshemmung des Mittelhirns sich Mißbildungen der Beine anschlossen, geht hervor, daß in den von einer Formreaktion betroffenen Teilen des Mittelhirns Bahnen und Centren vorhanden sind, die zum Bein und zugleich zum Auge in Beziehung stehen. Wir haben daher im Mittelhirn das Assoziationsgebiet zwischen Gesichtseindrücken und Beinbewegungen zu suchen, weil eben die Assoziationscentren sowohl in Verbindung mit dem Auge als auch mit dem Bein stehen müssen. Werden nun die Augencentren von einer starken Entwicklungshemmung betroffen, so kann nach früheren Erfahrungen (Beinexstirpation 1911) diese Hemmung auf angeschlossene Centren übergreifen; solche Zentren wären hier letzten Endes die Beincentren; durch Hemmung dieser kann dann, wie 1911 nachgewiesen wurde, eine Verkümmerung der freien Extremität herbeigeführt werden.

Insbesondere müssen also auch die als »Opticusschicht« bezeichnete äußere Faserschicht und die oben erwähnte dünne centrale Faserschicht (Fig. 24f^3) des Mittelhirns nicht bloß Opticusfasern enthalten, sondern auch solche, die mittelbar zu Beincentren in Beziehung stehen.

Zwar hat STEINER (1885, 1891), wie ich schon 1911, S. 337 hervorhob, entgegen den Ergebnissen von GOLTZ (1869) auf Grund physiologischer Versuche bestritten, daß das Mittelhirndach des Frosches irgendwie zu der Bewegung der Extremitäten in Beziehung stehe; eine solche Beziehung gesteht er nur den basalen Mittelhirnteilen zu. Aber meine Untersuchung 1911 zeigt gerade für das Mittelhirndach enge Beziehungen zu den Extremitäten und die vorliegende Arbeit solche der nämlichen Partien zu den Augen. Der Schluß daraus ergibt sich von selbst.

Wird das Mittelhirn durch diese Ergebnisse zu einem Assoziationsorgan gemacht, so stimmt das vollauf überein mit seinen feineren anatomischen Verhältnissen. Darüber sagt EDINGER (1908, S. 149): »Es gibt keinen Teil des Gehirns, in den so mächtige Faserzüge einstrahlen — keinen, aus dem so viele Bahnen weithin durch das Nervensystem dahinziehen, und keinen, innerhalb dessen so reiche Verknüpfungen zwischen rechter und linker Seite gegeben sind, wie das Mittelhirn der niederen Vertebraten.« Insbesondere steht auch die Opticusschicht in zahlreicher Weise mit den andern Schichten in Verbindung. »Der ungeheure hier angeordnete Eigenapparat steht (also) mit allen übrigen Hirnteilen in Verbindung . . . Er sendet Faserzüge aus, welche in der Oblongata und im Rückenmark zu den motorischen Apparaten in Beziehung treten . . . (EDINGER 1908, S. 184).« Daher hält auch EDINGER das Mittelhirndach für ein großes Assoziationscentrum. Wie durch die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung bewiesen ist, fällt dem Mittelhirn dabei u. a. die Verknüpfung von Gesichtseindrücken und Beinbewegungen zu, denn nur so läßt sich die so ähnliche Beeinflussung des Mittelhirns in der Entwicklung sowohl von der Extremität als auch vom Auge aus verstehen.

Göttingen, im November 1912.

Literatur.

1869. F. GOLTZ, Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervencentren des Frosches. Berlin 1869.

1885. J. STEINER, Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. I. Abteilung: Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. Braunschweig 1885.

1891. — Sinnessphären und Bewegungen. PFLÜGERS Archiv. Bd. L.

1896. ECKER u. WIEDERSHEIM, Anatomie des Frosches. Bearbeitet von GAUPP. Braunschweig.

1906. E. GAUPP, Entwicklung des Kopfskelettes. In O. HERTWIGS Handbuch der Entwicklungslehre. Bd. III.

1906. E. STEINITZ, Über den Einfluß der Elimination der embryonalen Augenblasen auf die Entwicklung des Gesamtembryos beim Frosch. Arch. f. Entwickl.-Mechanik. Bd. XX.

1908. EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Bd. II. Leipzig.

1909. H. BRAUS, Gliedmaßenpfropfung und Grundfragen der Skelettbildung. I. Die Skelettanlage vor Auftreten des Vorknorpels und ihre Beziehung zu den späteren Differenzierungen. Morpholog. Jahrb. Bd. XXXIX.

1910. B. DÜRKEN, Über das Verhalten des Nervensystems nach Exstirpation der Extremitätenanlage beim Frosch. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wiss. Göttingen. Mathem.-physik. Klasse.

1911. — Über frühzeitige Exstirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch. Ein experimenteller Beitrag zur Entwicklungsphysiologie u. Morphologie der Wirbeltiere unter besonderer Berücksichtigung des Nervensystems. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. XCIX.

1911. R. LANDSBERGER, Der Einfluß der Zähne auf die Entwicklung des Schädels. Arch. f. Anat. u. Physiol. Phys. Abteilung. Jahrg. 1911.

1912. B. DÜRKEN, Über einseitige Augenexstirpation bei jungen Froschlarven. Vorläufige Mitteilung. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Mathem.-physik. Klasse.

1912. H. SPEMANN, Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. Zoolog. Jahrb. Abt. f. allg. Zoolog. u. Phys. Bd. XXXII. Hft. 1.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV—XVI.

Fig. 1. Querschnitt durch den Kopf des Ausgangsmaterials der Serie O^{II} 1912 nach erfolgter Exstirpation des rechten Auges. Vergr. 44. *m*, Anlage der Augenmuskeln; *no*, Nervus opticus; *prc*, Prächordale; *pq*, Palatoquadratum; *cm*, MECKELscher Knorpel; *bl*, Blutgerinnsel; *o*, linkes Auge; *zh*, Zwischenhirn.

Fig. 2. Kopf eines jungen Frosches nach frühzeitiger Exstirpation des rechten Auges. Durch die Konservierung ist die Conjunctiva des linken Auges getrübt und erscheint daher weißlich. Vergr. 5,2.

Fig. 3. Hinterbeine des Exemplars 0^{I}_{6} vom 22. VII. 11 in der Ansicht von unten. Vergr. 5,2.

Fig. 4—9. Mißbildungen der Gliedmassen in der Serie 0^{II} 1912.

Fig. 4. Exemplar 0^{II}_{3} vom 10. VI. 12. Vergr. 5,2.

Fig. 5. Exemplar 0^{II}_{5} vom 15. VI. 12. Die beiden Hinterbeine von der Unterseite. Vergr. 5,2.

Fig. 6. Ansicht des Exemplars 0^{II}_{9} vom 27. VI. 12 von der Rückenfläche. Vergr. 3.

Fig. 7. Normaler Frosch von der Bauchseite zum Vergleich mit Fig. 8. Vergr. 3.

Fig. 8. Das Objekt der Fig. 6 von der Bauchseite. Vergr. 3.

Fig. 9. Exemplar 0^{II}_{4} vom 15. VI. 12. Linkes Hinterbein von der Seite. Vergr. 5,2.

Fig. 10. Querschnitt durch den vordersten Teil des Mittelhirns des Exemplars 0^{I}_{6} vom 22. VII. 11 (Fall 1). Vergr. 40. *lo*, Lobus opticus der rechten Seite.

Fig. 11. Querschnitt durch das Zwischenhirn des Falles II an der Austrittsstelle des Opticus. Vergr. 40. *ep*, Epiphyse; *no*, Nervus opticus der linken Seite.

Fig. 12. Querschnitt durch das Mittelhirn im Fall II. Vergr. 40. *cp*, Corpus quadrigeminum posterius sinistrum; *pc*, Pedunculus cerebri; *hy*, Hypophyse.

Fig. 13. Querschnitt durch den Kopf des Exemplars 0^{I}_{11} vom 5. VIII. 11 (Fall II). Vergr. 15,2. *cm*, MECKELscher Knorpel; *pq*, *pq'*, Palatoquadratum; *prm*, *prm'*, Processus muscularis (orbitalis); *cqucr*, *cqucr'*, Commissura quadratocranialis anterior; *vh*, Vorderhirn; *rotr*, *rotr'*, Ramus ophthalmicus nervi trigemini.

Fig. 14. Frontalschnitt durch das Mittelhirn von 0^{I}_{8} vom 26. VII. 11 (Fall IV). Vergr. 40. *cp*, Corpus quadrigeminum posterius dextrum, *cp'*, sinistrum; *gh*, Ganglia habenulae; *ep*, Epiphyse.

Fig. 15. Frontalschnitt durch die Lobi optici (*lo*, *lo'*) des Exemplars 0^{I}_{8}

(Fall IV). Vergr. 40. *lo, lo'*, rechter bzw. linker Lobus opticus; *c*, Kleinhirn; *tch*, Tela chorioidea der Oblongata.

Fig. 16. Frontalschnitt durch den Kopf von 0^{I}_{8} (Fall IV), um den anormalen Verlauf des Ramus ophthalmicus nervi trigemini (*rotr'*) der rechten Seite zu zeigen. Vergr. 31,2. *rotr'*, Ramus ophthalmicus nervi trigemini der rechten Seite; *bo*, Bulbus oculi der linken Seite; *vh*, Vorderhirn; *zh*, Zwischenhirn; *c*, Knorpel des Hirnschädels.

Fig. 17. Dasselbe Objekt wie in Fig. 16. Vergr. 31,2. Der Frontalschnitt zeigt die abnorme Verdickung der seitlichen Schädelwand der rechten Seite und den normalen Verlauf des Ramus ophthalmicus nervi trigemini der linken Seite (*rotr*). *fo'*, Foramen opticum der rechten, *fo*, der linken Seite; *bo*, Bulbus oculi sinistri; *rotr*, Ramus ophthalmicus n. trg.; *vh*, Vorderhirn; *cau*, Capsula auditiva der rechten Seite (vorgelagert).

Fig. 18. Schnitt durch den hinteren Teil eines normalen Mittelhirns zum Vergleich mit Fig. 19. Bezeichnungen wie in Fig. 19. Vergr. 40.

Fig. 19. Querschnitt durch den hinteren Teil des anormalen Mittelhirns von 0^{II}_{9} (Fall V). Vergr. 40. f^3, äußere moleculare Schicht; f^1, Opticusschicht; *lo*, linker Lobus opticus.

Fig. 20—22. Schnitte durch das abnorme rechte Hinterbein von 0^{II}_{9} (Fall V). Vergr. 68. Fig. 20: proximaler Bezirk, 21: mittlerer, 22: distaler Bezirk des Beines. *ep*, Epidermis; *m*, Muskeln; *c*, Knorpel; *n*, Nerv; *g*, Gefäß; *b*, Bindegewebe.

Fig. 23. Schnitt durch ein normales Mittelhirn zum Vergleich mit Fig. 24. Vergr. 40.

Fig. 24. Schnitt durch das Mittelhirn von 0^{II}_{4} (Fall VI). f^3, äußere moleculare Schicht; f^1, Opticusschicht.

Fig. 25. Schnitt durch das Mittelhirn nach frühzeitiger Exstirpation der linken Hinterbeinanlage und korrelativer Verkrüppelung der andern Beine. Vergr. 42 (= 1911, Tafelfig. 42).

Fig. 26. Hirn einer einäugigen erwachsenen *Alytes obstetricans* in Dorsalansicht. Vergr. 5. *vh*, Vorderhirn; *lo*, Lobi optici (Mittelhirn); *c*, Kleinhirn.

Das Nervensystem der Heteropoden.

Von

J. J. Tesch.

(Aus der Zoologischen Station zu Helder.)

Mit 18 Figuren im Text und Tafel XVII.

Das Nervensystem der Heteropoden war schon zu wiederholten Malen Gegenstand der Untersuchungen, so daß es mir anfänglich kaum lohnend vorkam, die verschiedenen Befunde noch einmal nachzuprüfen. Doch veranlaßten die Verhältnisse, die mir *Pterotrachea* bot, nach und nach *Firoloida*, *Carinaria* und *Oxygyrus* zum Vergleich heranzuziehen, und das Resultat dieser vergleichend-anatomischen Untersuchung bildet die vorliegende Arbeit, in welcher vor allem die früheren Angaben über das Nervensystem der Heteropoden, welche teils unvollständig, teils, wie mir scheint, ungenau sind, etwas erweitert und verbessert werden.

Grundlage des Materials bildeten viele Exemplare von *Pterotrachea*, welche ich selbst vor Jahren (1904) in Neapel gesammelt hatte und die in Chromessigsäure fixiert und nachher in Formol 4% aufgehoben waren; zudem hatte ich zwei Exemplare von *Firoloida*, in derselben Weise behandelt. *Carinaria* bekam ich durch das Entgegenkommen von Fräulein A. L. Massy in Dublin, welche mir zwei von der Westküste Irlands stammende Exemplare zusandte, während Herr J. A. Bierens de Haan in liebenswürdigster Weise in Neapel Heteropoden für mich sammelte und auf diese Weise mir *Oxygyrus* zu untersuchen Gelegenheit verschaffte. Es ist mir eine angenehme Pflicht den beiden, welche mir die Erweiterung meiner Untersuchungen ermöglichten, an dieser Stelle nochmals meinen großen Dank auszusprechen.

Meine Arbeitsmethode war sehr einfach und bestand nur aus sorgfältigem Zerzupfen der Objekte unter der Präparierlupe. Färbungen habe ich gar nicht angewandt; es handelte sich für mich nur um eine einfache topographische Beschreibung des Nervensystems und besonders um die vergleichend-anatomisch so wichtige Verbindung zwischen den Pedalganglien und den Visceralganglien. Meine bescheidene Absicht möchte, angesichts der einschlägigen Literatur, aussichtslos erscheinen, doch habe ich gemeint, meine Resultate, welche die sich zum Teil wiedersprechenden Angaben über die vergleichende Anatomie des Nervensystems berichtigen oder ergänzen können, der Wissenschaft vorlegen zu müssen. Auf die Histologie bin ich um so weniger eingegangen als diese ganz neuerdings noch von Tschachotin (14) und von Reupsch (11) erschöpfend behandelt wurde.

Historisches.

Nachdem schon wiederholt von Cuvier, Lesueur, Quoy und Gaimard u. a. das Vorhandensein der Cerebral- und Pedalganglien bei *Carinaria* und *Pterotrachea* festgestellt worden war, untersuchte Milne-Edwards (8) zuerst das Nervensystem der erstgenannten Gattung genauer; seine Nachfolger waren Souleyet (12), Gegenbaur (2) und von Jhering (4). Wennschon besonders der letzte diesem Gegenstande eine ausführliche Beschreibung gewidmet hat, hat er doch eine Hauptsache übersehen: daß die Cerebro-visceralconnective nicht gerade, sondern gekreuzt sind. Erst Pelseneer (9) füllte diese Lücke in einer allerdings kurzen Notiz, ohne Abbildungen, aus. *Atlanta* wurde von Huxley (3) und Gegenbaur (2) studiert. Die Angaben von Macdonald (7) und Rattray (10) sind sehr kurz gehalten und sind zum Teil direkt ungenau. Am genauesten wurde wohl *Pterotrachea* untersucht: hauptsächlich waren es Leuckart (6), Gegenbaur (2), später Spengel (13), welche die allgemeinen Verhältnisse des Nervensystems richtig erkannten. In neuester Zeit haben noch Tschachotin (14) und Reupsch (11) bei ihren Untersuchungen über *Pterotrachea* ganz wertvolle Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems (und überhaupt der ganzen Anatomie von *Pterotrachea*) geliefert, doch hat auch der letztgenannte Autor, der sich auch auf die Frage der Verbindung zwischen Pedal- und Visceralganglien einläßt, meines Erachtens nicht das Richtige getroffen; er steht in dieser Hinsicht, wenn er auch selbst darüber schweigt, auf dem Standpunkt Spengels. Schließlich ist das Nervensystem von *Firoloida* durch die Untersuchungen Huxleys (3) und Spengels (13) bekannt geworden. Ich werde selbstverständlich hier öfter Gelegenheit haben auf die Resultate meiner Vorgänger hinzuweisen, möchte aber schon jetzt hervorheben, daß meine Erklärung der tatsächlichen Befunde bei dem Nervensystem von *Pterotrachea*, hauptsächlich was die Verbindung der Visceralganglien mit den andern Ganglien betrifft, zwar von der üblichen Auffassung abweicht, aber, wenn sie sich als richtig erweist, wie ich glaube, einigen Wert hat für die vergleichend-anatomische Betrachtung des Nervensystems der Heteropoden.

Allgemeine Bemerkungen über das Nervensystem der Heteropoden.

Bekanntlich lassen sich drei gesonderte Ganglienkomplexe unterscheiden; 1) die Cerebralganglien, 2) die Pedalganglien und 3) die Visceralganglien. Cerebral- und Pedalganglien sind stets paarig vorhanden, die Visceralganglien sind bei den ursprünglicheren Formen (*Atlanta, Carinaria*) drei an der Zahl, bei den spezialisierten Gattungen (*Pterotrachea, Firoloida*) finden wir deren nur zwei. Auch diese Verhältnisse sind schon längst bekannt. Die gegenseitige Verbindung zwischen den ungleichnamigen Ganglien hat aber oft sehr verschiedene Erklärung gefunden, und das Hauptinteresse richtet sich jetzt auf die Connective. Vorher muß aber der allgemeine Charakter der Ganglien kurz besprochen werden.

Cerebralganglien. Diese liegen nahe aneinander ganz vorn, zwischen den großen Augen, und dorsal von dem Oesophagus. Jedes Ganglion hat eine längs-ovale Gestalt; zwischen den Ganglien verläuft auf der dorsalen Seite eine breite, vorspringende Verbindungsbrücke. In der Mitte des Außenrandes findet sich eine mächtige Vorbuchtung, aus deren Gipfel der dicke aber kurze Sehnerv hervortritt, während an der ventralen Seite der Vorbuchtung und zwar nahe an der Basis ein dünner Nerv zu der kugelförmigen Statocyste hinüberführt. Von oben gesehen scheint die Vorwölbung wie die direkte Fortsetzung der eben erwähnten dorsalen Verbindungsbrücke zwischen den Ganglien; bei der Betrachtung von der Seite liegt sie am dorsalen Rande des Ganglions. Schon von MILNE-EDWARDS (8) wurde sie als »ganglion pyriforme« von dem »cerveau« unterschieden. Vordere und hintere Abteilung der Cerebralganglienmasse werden durch eine mehr oder weniger deutliche transversale Furche auf der Ventralseite des Ganglions getrennt. Die vordere Abteilung entsendet Nerven an die vorderen Teile des Kopfes, an die Augenkapseln, an den Rüssel und ist mit einen langen Connectiv mit den ganz vorn am Rüssel, unterhalb des Oesophagus und unmittelbar auf der Buccalmasse gelegenen Buccalganglien verbunden, welche nach meiner Erfahrung stets getrennt liegen und nicht zu einer einheitlichen Masse verschmelzen. Die hintere Abteilung versorgt den Kopf und den vorderen Teil des Rumpfes; zudem geht von hier aus immer ein Connectiv zu den Pedalganglien.

Daß diese hintere Abteilung der Cerebralganglienmasse (wenigstens zum Teile) nicht das Cerebralganglion, sondern das Pleuralganglion vorstellt wird erwiesen, wie es zuerst Pelseneer (9) richtig hervorhob, 1) durch den Umstand, daß bei *Atlanta*, weniger deutlich bei *Oxygyrus*, das Connectiv von den Cerebral- zu den Pedalganglien ganz nahe dem Ursprung gegabelt ist und dadurch erweist sich aus den verschmolzenen Cerebropedal- und Pleuropedalconnectiven zusammenzusetzen, 2) durch die Connective, welche von hier aus bei *Atlanta*, *Oxygyrus* und *Carinaria* zu den Visceralganglien hinziehen und als Pleuro-visceralconnective aufzufassen sind. Die Lage der Pleuralganglien war lange Zeit unsicher. Von Jhering (4) suchte sie in den Visceralganglien (seine »Commissuralganglien«) und Spengel (13), der nur *Pterotrachea* und *Firoloida* zu untersuchen Gelegenheit hatte, meinte, sie seien mit den Pedalganglien verschmolzen. Pelseneer (9) hat endlich die wirklichen Verhältnisse klargelegt; auch war er der erste der darauf aufmerksam machte, daß die Pleuro-visceralconnective gekreuzt sind (bei *Atlanta* und *Carinaria*), d. h. das vom rechten Pleural (Cerebral)-ganglion kommende Connectiv verläuft über den Darm hinweg nach dem linken Visceralganglion, während das vom linken Pleural (Cerebral)-ganglion stammende Connectiv unter den Darm hindurch nach dem rechten Visceralganglion hinüberführt.

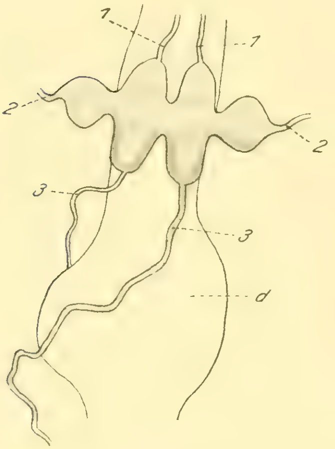
Pedalganglien. Diese liegen stets unterhalb des Darmes, nahe am Vorderrande der Flosse. Die Verbindungen mit den Cerebralganglienmassen sind bei *Carinaria*, *Pterotrachea* und *Firoloida* entsprechend der langgestreckten Leibesform und der großen Entfernung der Cerebral- und Pedalganglien sehr lang, so daß der Schlundring nicht deutlich hervortritt; bei *Atlanta* und *Oxygyrus*, welche eine sehr gedrungene Körperform haben, liegen die Pedalganglien nahezu direkt unterhalb der Cerebralganglien und fällt der Schlundring sogleich auf. Meist stellen die Pedalganglien zwei länglich-ovale, eng zusammengeschobene Massen dar; bei *Carinaria* und *Pterotrachea* teilen auf der Dorsal- und auf der Ventralseite mehr oder weniger deutliche Querfurchen die Ganglien in verschiedene Abteilungen. Von der Ventralseite jedes Ganglions erhebt sich eine Hervorwölbung, welche einen starken Nervenstamm den Ursprung gibt, dieser Nerv zieht schräg distal und ventral und innerviert die Flosse, sowie den hier meist verhandenen Saugnapf. Die Nerven der Pedalganglien versorgen weiter Rumpf und Schwanz; von jedem Ganglion begibt sich, wenigstens bei *Carinaria*, *Pterotrachea* und *Firoloida*, eine Anastomose nach dem auf derselben Körperseite gelegenen Visceralganglion. Von Souleyet (12), von Jhering (4) und Spengel (13) wurden diese Anastomosen, freilich im andern Sinne gedeutet, schon beobachtet; sie gaben dem letztgenannten Autor, der sie für die Pleuro-visceralconnective ansah, Veranlassung zu der Auffassung, daß die Pleuralganglien mit den Pedalganglien verschmolzen seien. *Pterotrachea* und *Firoloida* haben weiter eine Verbindung vom rechten Pedalganglion nach dem linken Visceralganglion; diese Verbindung muß, wie weiter unten gezeigt werden soll, als das supra-intestinale Pleuro-visceralconnectiv, das in dem proximalen Teile mit dem Cerebropleural-pedalconnectiv verbunden ist, aufgefaßt werden; das auf der andern Seite verlaufende Pleuro-visceralconnectiv ist verloren gegangen.

Visceralganglien. Wie gesagt sind deren ursprünglich (*Atlanta*, *Carinaria*) drei vorhanden. Das linke liegt am linken Mantelrande und ist durch das über den Darm hinweg ziehende Pleurovisceralconnectiv mit der rechten Cerebralganglienmasse verbunden; von ihm geht immer ein Nerv nach dem Osphradium hin. Das rechte Ganglion liegt am rechten Mantelrande, etwas weiter distal als das linke und geht mit der linken Cerebralganglienmasse durch das ventral vom Darm verlaufende Pleurovisceralconnectiv eine Verbindung ein. Zwischen diesen beiden Ganglien ist ein anderes eingeschaltet, das etwas größer ist und mit den beiden seitlichen in Verbindung steht, es versorgt die Organe der Mantelhöhle und die Eingeweide. *Pterotrachea* und *Firoloida* zeigen nun zwei Modifikationen: erstens ist das mittlere Ganglion mit dem rechten zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, so daß hier nur zwei Visceralganglien vorkommen, zweitens geht das Connectiv vom rechten Visceralganglion nach der linken Cerebralganglienmasse gänzlich verloren. Ich werde diese Ansichten gleich näher zu begründen haben. Wenn auch schon Milne-Edwards (8) die drei Visceralganglien von *Carinaria* richtig erkannte, so haben sie doch in der Literatur verschiedene Auslegung gefunden. Milne-Edwards selbst nannte die beiden seitlichen Ganglien »ganglions abdominaux«, das mittlere »ganglion anal«. Gegenbaur (2) sah im ganzen nur zwei Ganglien (wahrscheinlich die beiden seitlichen). Von Jhering (4) nannte die seitlichen »Commissuralganglien« und meinte in ihnen die Pleuralganglien zu erkennen, das mittlere hieß bei ihm »Abdominalganglion«. Spengel (13) unterschied das linke Ganglion als »Supraintestinalganglion«, das rechte als »Subintestinalganglion« und das mittlere als »Abdominalganglion«. Ich werde sie hier nach ihrer gegenseitigen Lage als linkes, mittleres und rechtes Visceralganglion bezeichnen.

Nervensystem von Oxygyrus.

Da ich nur ein einziges halb hervorgestrecktes Exemplar dieser Gattung untersuchen konnte sind meine Befunde bei dieser Gattung, welche sich zudem durch stärkere Entwicklung der Muskulatur weniger zu derartigen Studien eignet als *Atlanta*, nicht ganz vollständig.

Die Cerebralganglien (Fig. 1) liegen unmittelbar auf dem Oesophagus und haben eine länglich-ovale Gestalt. Das vom Außenrande entspringende Ganglion, das den kurzen aber breiten Sehnerven (1) und von der Ventralseite den Nerven nach der Statocyste abgibt, ist an der Basis etwas eingeschnürt. Von den proximalen Enden der Cerebralganglien geht jederseits ein Connectiv nach den vorn am Rüssel ventral vom Oesophagus, unmittelbar dem Schlunde aufgelagerten Buccalganglien. Diese habe ich bei *Oxygyrus* nicht näher untersucht, bei einem kleinen Exemplare von *Atlanta* sah ich aber die Buccalganglien als rundliche, feinste Nerven aussendende und durch eine Commissur verbundene Gebilde, welche also paarig vorhanden sind und nicht zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, wie Gegenbaur (2, S. 106, Taf. VI, Fig. 1 *k*) angibt[1]. Von der Unterseite der Cerebralganglien und zwar von der hinteren Hälfte geht jederseits ein Connectiv nach den Pedalganglien, das, wie schon von Huxley (3, Taf. III, Fig. 6) und Gegenbaur (2, Taf. VI, Fig. 1) abgebildet wurde, bei *Atlanta* anfänglich gegabelt ist und dadurch, wie Pelseneer (9, S. LIII) richtig für *Oxygyrus*, wo die Gabelung weniger deutlich ist, erkannte, die Zusammenfließung von Cerebro-pedal- und Pleuropedalconnective kundgibt. Der distale Ast der Gabel geht von dem mit dem Cerebralganglion innig verschmolzenen Pleuralganglion aus; diese nehmen also den hinteren Teil der Cerebralmasse ein. Von



Textfig. 1.

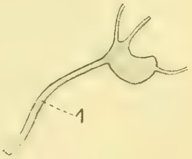
Cerebralganglien von *Oxygyrus*, dorsale Ansicht. Vergr. 56. 1, Cerebro-buccalconnectiv; 2, Sehnerv; 3, rechtes und linkes Pleuro-visceralconnectiv; *d*, Darm.

---

[1] Auch die Behauptung Gegenbaurs (l. c. S. 107), daß das Buccalganglion homogen erscheint, muß ich widersprechen: ich fand bei *Atlanta* deutliche Ganglienzellen in diesem Ganglion vor.

ihrem distalen Rande entspringt nun jederseits das Pleuro-visceralconnectiv (Fig. 1, *3*). Das von der rechten Seite stammende ist bedeutend stärker als das linke, verläuft schräg über den Darm hinweg nach links, nimmt dann, auf der linken Seite des Darmes angelangt, schnell an Umfang ab und endet als zarter Nervenstrang schließlich in das linke Visceralganglion. Das von der linken Cerebropleuralmasse ausgehende Connectiv ist bedeutend schwächer gestaltet, zieht erst schräg distal und ventral, dann unter den Darm hinweg nach der rechten Seite hinüber, steigt dann wieder dorsalwärts an und endet in das rechte Visceralganglion. Weitere Cerebral- und Pleuralnerven habe ich nicht berücksichtigen können.

Die Pedalganglien liegen ventral vom Oesophagus, am Vorderrande der Flosse, nur wenig distal von den Cerebralganglien. Eine schwache Furche scheidet die beiden Ganglien, die übrigens keine Differenzierungen aufweisen und eine länglich ovale, hinten etwas zugespitzte, Gestalt zeigen. Die Verbindung mit der Cerebralganglienmasse wurde schon gedacht; weiter geht jederseits ein Nerv nach dem Schwanze, ein andrer, ebenfalls paarig, senkt sich in die Flosse ein. Eine Anastomose mit den Visceralganglien ist gar nicht vorhanden, wenn auch Huxley (3, S. 38) geneigt ist eine solche anzunehmen.



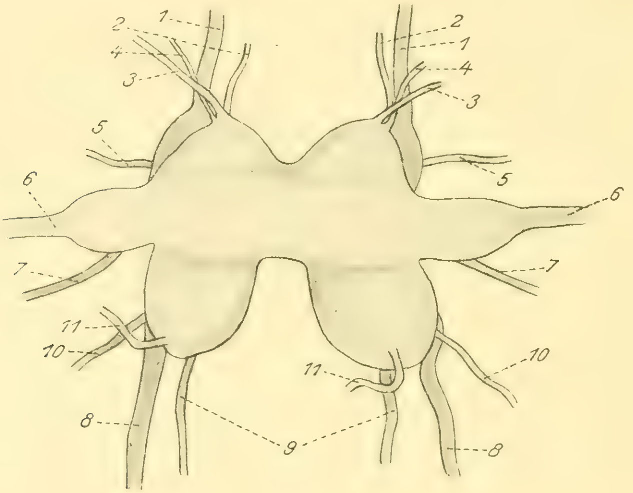
Textfig. 2.
Linkes Visceralganglion von *Oxygyrus*, von der Außenseite. Vergr. 56. 1, Pleurovisceralconnectiv.

Die Visceralganglien liegen im Mantelrande. Links liegt ein kleines Ganglion (Fig. 2), halbmondförmig gestaltet, in das das von dem rechten Pleuralganglion stammende Connectiv einmündet (1), während von drei zarten Nerven, welche von dem Visceralganglion ausgehen, einer über den Darm hinweg zum mittleren Visceralganglion zieht, ein andrer wahrscheinlich das in der unmittelbaren Nähe befindliche Osphradium und der dritte vielleicht den Mantelrand innerviert, ohne daß es mir gelang die exakte Funktion jedes Nervenastes festzustellen. Es ist dies Ganglion jedenfalls das »Supraintestinalganglion« Spengels (13, S. 343), das schon früher von Gegenbaur (2, S. 107) als »Ganglion splanchnicum« beschrieben wurde. Ganz rechts liegt im Mantelrande ein sehr kleines, winziges Ganglion von dreieckiger Gestalt; dieses rechte Ganglion ist durch ein Connectiv unter dem Darm hindurch mit dem linken Pleuralganglion verbunden und entsendet einen kurzen Ast zu dem gleich distal von ihm gelegenen rundlichen mittleren Visceralganglion, das die Mantelorgane (Kiemen, Herz, Niere) innerviert und, wie gesagt, auch mit dem linken Visceralganglion in Verbindung steht.

Nervensystem von Carinaria.

Durch die bedeutende Streckung des Körpers kommen die verschiedenen Ganglienkomplexe weit auseinander zu liegen und der Schlundring wird sehr undeutlich.

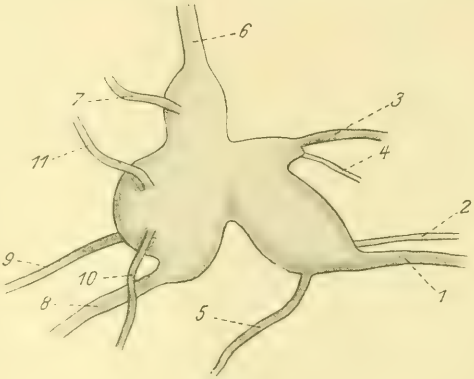
Die Cerebralganglien bestehen aus zwei länglich-ovalen Massen, von denen jede bei dorsaler Ansicht in vier Abteilungen zerfällt (Fig. 3). Vorn liegt dorsal eine Abteilung, welche zwei Nerven entsendet; einer (3) innerviert den Tentakel, der andre (4) begibt sich nach den ventralen und proximalen Teilen der Augenkapsel. Die zweite Abteilung liegt gleich ventral von der ersten und springt proximal ein wenig stärker vor; von hier nehmen die folgenden Nerven ihren Ursprung: erstens geht am proximalen Rande ein starkes Connectiv zu den Buccalganglien (1), weiter entspringt etwas mehr median ein Nerv (2), welcher die dorso-laterale Seite des Rüssels versorgt, und endlich geht vom Außenrande ein Nerv (5), der schräg nach hinten und ventralwärts zieht und die Seitenwand des Kopfes hinter den Augenkapseln innerviert, zudem aber noch eine Anastomose mit dem Cerebro-pedalconnectiv (8) eingeht. Diese Anastomose scheint schon von Milne-Edwards



Textfig. 3.

Cerebralganglien von *Carinaria*, dorsale Ansicht. Vergr. 56. 1, Cerebro-buccalconnectiv; 2, Nerv nach den dorso-lateralen Teilen des Rüssels; 3, Tentakelnerv; 4, Nerv nach den ventralen und proximalen Teilen der Augenkapsel; 5, Nerv nach den Seitenwandungen des Kopfes; 6, Sehnerv; 7, Nerv nach der Statocyste; 8, Cerebro-pedalconnectiv; 9. Pleuro-visceralconnectiv; 10. Nerv nach der ventralen Körperwandung; 11, Nerv nach der dorso-lateralen Körperwandung.

(8, S. 327, Taf. XI, Fig. 3 *j*) beobachtet zu sein, wurde aber von Gegenbaur (2, S. 135) nicht aufgefunden. Die mittlere Abteilung der Cerebralganglien springt weit vor und läßt am Ende den mächtigen Sehnerven (6), an der Unterseite den Nerven nach der Statocyste (7) aus sich hervorgehen. Die hintere Abteilung endlich ist zwar einheitlich, schließt aber auch hier wieder die Pleuralganglien ein; die von hier entspringenden Nerven sind die folgenden. Vom distalen Rande gehen zunächst zwei Hautnerven ab; der eine (10), am meisten lateral und ventral gelagerte, versorgt die ventrale Körperwandung, hinter den Augenkapseln, der andre (11) entsteht mehr median und dorsal und innerviert die dorso-laterale Körperwandung. Von der unteren Seite der hinteren Abteilung nimmt das mächtige Cerebro-pedalconnectiv (8) seinen Ursprung[1], das nach den weit nach hinten gelegenen Pedalganglien hinzieht und, wie bemerkt, eine Anastomose mit dem Nerven (5) besitzt. Etwas mehr median und dorsal von der Ursprungsstelle des Cerebro-pedalconnectivs geht das Pleuro-visceralconnectiv (9) ab. Wie bei *Oxygyrus* ist das rechte Connectiv stärker entwickelt als das linke. Das erste zieht nach hinten, steigt in den Nucleusstiel hinauf, kreuzt hier den Darm auf der dorsalen Seite und mündet in das linke Visceralganglion, während das von der linken Seite der Cerebralganglienmasse stammende Connectiv ebenfalls weit nach hinten verläuft, dann ventralwärts vom Darm in den Nucleusstiel hinaufsteigt und in das rechte Visceralganglion einmündet. Diese



Textfig. 4.
Cerebralganglion von *Carinaria*, halb von rechts und von vorn gesehen. Vergr. 56. Die Ziffern entsprechen denjenigen von Fig. 3.

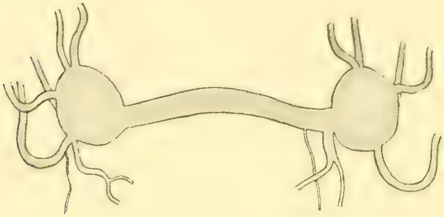
---

[1] Spengel (13, S. 342) und auch Pelseneer (9, S. LIII) behaupten, daß jederseits zwei Cerebro-pedalconnective bei *Carinaria* vorkommen. Vielleicht stützt sich diese Angabe auf eine sekundäre Anastomose, welche laut von Ihering (4, S. 132, Taf. VI, Fig. 24) zwischen Cerebral- und Pedalnerven besteht. Ich habe aber weder solche Anastomosen, noch doppelte Cerebropedalconnective auffinden können.

sehr wichtige Kreuzung der Connective wurde zuerst von Pelseneer (9) entdeckt.

Bei der Betrachtung von der Seite, wie sie in Fig. 4 dargestellt wurde, sind die verschiedenen Cerebral- (und Pleural-)nerven ebenfalls sämtlich zu sehen.

Die Buccalganglien (Fig. 5) liegen weit auseinander auf der Buccalmasse und sind durch eine starke Commissur verbunden. Sie zeigen rundliche Gestalt und entsenden von der proximalen und lateralen Seite fünf starke Nerven nach den Muskeln des Schlundes, nach den Lippen und nach der Wandung des Oesophagus. Einer dieser Nerven ist wahrscheinlich das Cerebrobuccalconnectiv, das sich, wenn man es von den Cerebralganglien aus nach vorn verfolgt, in die Muskeln der Schlundmasse einsenkt. Von der Hinterseite der Ganglien entspringen etwas asymmetrisch, wie aus der Figur ersichtlich, teils von der Commissur aus, zwei Nerven von ungleichem Kaliber, welche gleichfalls die unmittelbare Umgebung des Schlundes und dann auch die Wandung des Oesophagus innervieren.



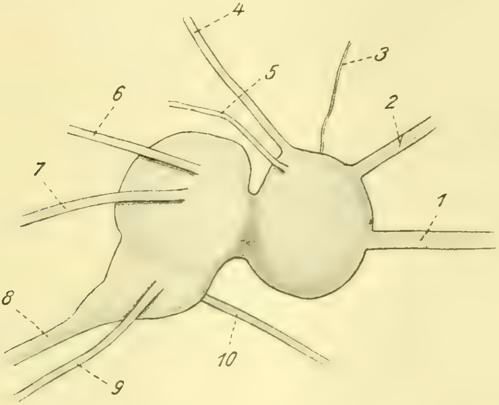
Textfig. 5.

Buccalganglien von *Carinaria*, dorsale Ansicht. Vergr. 30.

Die hier gegebene Darstellung weicht in einigen Punkten von derjenigen von Jherings (4, S. 132, Taf. VI, Fig. 24), der eine eingehende Beschreibung des Nervensystems von *Carinaria* gab, etwas ab. Er unterscheidet an jedem Cerebralganglion drei Abteilungen, indem er die vordere und dorsale (hier die erste genannt) als die »sensorielle Abteilung« mit der seitlichen Partie vereinigte, da von hier aus die Nerven nach den höheren Sinnesorganen (Auge, Statocyste und Tentakel) entspringen. Diese Annahme hat zwar eine gewisse Berechtigung, doch fand ich, wie aus Fig. 4 hervorgeht, diese Abteilung nicht so einheitlich, da zwischen dem Tentakelnerven (3) und den Augennerven (6) eine tiefe Einbuchtung besteht. Zudem läßt von Jhering den Tentakelnerven und Augennerven von derselben Anschwellung ausgehen; meine Befunde sind damit nicht in Einklang. Der von ihm mit (6) belegte Nerv nach der Tentakelbasis habe ich nicht auffinden können, und sein Nerv (10), welcher, da eine Anastomose mit dem Cerebro-pedalconnectiv angegeben wird, wahrscheinlich mit dem von mir (5) genannten Nerven übereinstimmt, entspringt nach meinen

Befunden nicht von der hinteren, sondern von der vorderen ventralen Abteilung des Ganglions[1] und ich muß ausdrücklich bemerken, daß ich weder von diesem noch von andern Cerebralnerven einen Übergang in die Pedalnerven beobachtet habe, wie von Jhering gerade für seinen Nerven (10) angibt. Daß die Pleuro-visceralconnective nicht gerade verlaufen, sondern gekreuzt sind, wurde schon von Pelseneer (9, S. LIII) hervorgehoben.

Die Pedalganglien liegen weit nach hinten, nahe dem Vorderrande der Flosse, sie sind durch eine Längsfurche geschieden; zudem wird jedes Ganglion durch eine Querfurche auf der Dorsalseite in zwei gleiche Abschnitte zerteilt. Diese Querfurche ist auch an der Ventralseite bemerkbar. Die hintere Abteilung zeigt an der medioventralen Wandung eine gestreckte Anschwellung, aus welcher jederseits ein mächtiger Flossennerv hervorgeht. Auf diese Weise besteht die ganze Pedalganglienmasse von der Dorsalseite gesehen aus vier etwa gleich großen Kugeln, von der Seite betrachtet besteht jedes Pedalganglion aus drei Abteilungen (Fig. 6). Von dem vorderen Abschnitt gehen aus:



Textfig. 6.

Pedalganglion von *Carinaria*, von rechts. Vergr. 50. 1, Cerebro-pedalconnectiv; 2, Nerv nach den dorso-lateralen Körperwandungen; 3, Nerv nach den lateralen Körperwandungen; 4, Anastomose mit den Visceralganglien; 5, Nerv nach den seitlichen Körperwandungen; 6, wie 5; 7, Schwanznerv; 8, Flossennerv; 9, Nerv nach der Flossenbasis; 10, Nerv nach den ventro-lateralen Körperwandungen.

---

[1] In dieser Hinsicht stimme ich mit der oben zitierten Angabe von Milne-Edwards überein; zudem erwähnt dieser Autor eine andre Anastomose des Nerven mit dem Cerebro-buccalconnectiv, welche ich nicht aufgefunden habe.

(1) das Cerebro-pedalconnectiv.

(2) ein Nerv, der schräg proximalwärts und dorsalwärts aufsteigt und sich in den Hautmuskelschlauch weit nach vorn verliert. Links teilt er sich gleich nach dem Ursprunge in drei gleich große Stämme, zudem nimmt hier an der Basis des Nerven (2) ein andrer seinen Ursprung, der erst parallel dem linken Cerebro-pedalconnectiven proximalwärts zieht und nach der ventralen Seite Äste abgibt, dann links am Hautmuskelschlauch dorsalwärts aufsteigt und schließlich sich in zahlreiche Äste etwas hinter den Cerebralganglien auflöst. Wie schon gesagt, konnte ich eine Verbindung mit Cerebralnerven nirgends beobachten; eine solche wäre aber auch, wenn vorhanden, von ganz sekundärer Bedeutung.

(3) ein sehr dünner Nerv nach den Seitenwandungen des Körpers, vor den Pedalganglien.

(4) nach den Visceralganglien; der linke Ast begibt sich nach dem linken, der rechte nach dem rechten Visceralganglion; eine Kreuzung findet also nicht statt. Diese wiederholt Äste abgebenden Anastomosen umgreifen den Darm.

(5) ein Nerv nach den Seitenwandungen des Muskelschlauches auf der Höhe der Flosse (diesen Nerven fand ich nur an der rechten Seite).

Der hintere Abschnitt der Pedalganglien läßt aus sich hervorgehen:

(6) ein Nerv nach den Seitenwandungen des Körpers, wie (5), aber die weiter distalwärts gelegenen Partien versorgend.

(7) ein starker Ast nach dem Schwanze; der linke und rechte Ast verteilen sich im Schwanze in mehrere Stämme, welche überall wieder feine Nerven abgeben.

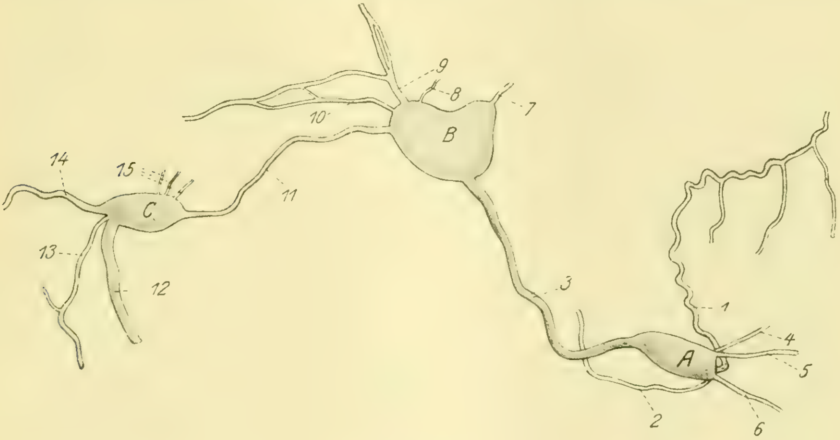
Von der medio-ventralen Anschwellung an der hinteren Abteilung des Pedalganglions geht in erster Linie ein starker Flossennerv (8) aus, diese beiden Nerven ziehen parallel zueinander in die Flosse und lösen sich hier in verschiedene Äste auf, von welchen einer den Saugnapf innerviert. Vom lateralen Rande der Anschwellung entspringt ein Nerv (9) nach der Körperwandung nahe der Flossenbasis, während zuletzt von der proximalen Seite ein Stamm (10) schräg nach vorn und ventralwärts zieht und die ventro-laterale Körperwandung versorgt.

Mit Ausnahme dieses letzten Nerven können meine Befunde ziemlich gut mit von Jherings Angaben (4, S. 133) in Übereinstimmung gebracht werden; nur geht nach diesem Autor die Verbindung mit den Visceralganglien nicht von der vorderen, sondern von der hinteren

Abteilung der Pedalganglien aus[1]; er nannte sie »Viscero-pedalcommissuren«.

Die kleinen Visceralganglien, in der Nähe des Visceralnucleus, sind schwierig zu finden. Von früheren Autoren (Milne-Edwards, Souleyet, von Jhering) wird schon ihre Zahl auf drei angegeben, nur Gegenbaur scheint nur zwei Ganglien beobachtet zu haben.

Das linke Visceralganglion (»ganglion abdominal gauche«, Milne-Edwards, »linkes Commissuralganglion«, von Jhering, »Supraintestinalganglion« Spengel) hat eine länglich-ovale Gestalt und liegt an der linken Seite des Nucleusstieles in der unmittelbaren Nähe des Visceralnucleus, wo der linke Mantelrand sich an die Muskeln des Nucleusstieles anschließt (Fig. 7, *C*). Man sieht von hier aus die folgenden Nervenstämme hervorgehen:



Textfig. 7.

Visceralganglien von *Carinaria*, dorsale Ansicht. Vergr. 50. Die Verbindungen zwischen den Ganglien sind verhältnismäßig zu kurz dargestellt. 1, Anastomose mit dem rechten Pedalganglion; 2, Pleuro-visceralconnectiv; 3, Commissur mit dem mittleren Visceralganglion; 4, 5, 6, Nerven nach den Genitalorganen und nach der Leber; 7, Nerv nach dem Anus; 8, 9, 10, Nerven nach Herz, Niere und Kiemen; 11, Commissur mit dem linken Visceralganglion; 12, Pleuro-visceralconnectiv; 13, Anastomose mit dem rechten Pedalganglion; 14, Nerv nach dem Osphradium; 15, Nerven nach den Muskeln des Nucleusstieles; *A*, rechtes, *B*, mittleres, *C*, linkes Visceralganglion.

12) das dicke Pleuro-visceralconnectiv, das, vom rechten Pleural-(Cerebral)ganglion ausgehend, im Nucleusstiel den Darm dorsalwärts kreuzt.

13) die Anastomose mit dem linken Pedalganglion, die als dicker

---

[1] Dasselbe erwähnt auch Milne-Edwards (8, S. 329, Taf. II, Fig. 5), der übrigens nur die stärksten Nerven bespricht und abbildet.

Stamm vom Pedalganglion entspringt, allmählich aber an Umfang abnimmt und als dünner Faden in das Visceralganglion mündet.

14) ein Nerv nach dem Osphradium; es zieht dieser Nerv als ziemlich dicker Stamm über die Endigungen der Längsmuskeln des Nucleusstieles hinweg und mündet dann gleich in das distale Ende des langgestreckten, am Dache der Mantelhöhle gelagerten Osphradiums.

15) drei sehr zarte Nerven, welche sich gleich in die Muskeln des Nucleusstieles einsenken.

Schließlich geht von der medianen Seite noch eine Verbindung (11) nach dem mittleren Visceralganglion.

Das mittlere Visceralganglion (»ganglion anal« Milne-Edwards, »Abdominalganglion« von Jhering) liegt von den beiden seitlichen etwa gleich weit entfernt, hat eine halbkreisförmige, mit der convexen Seite distalwärts gerichtete Gestalt (Fig. 7, *B*) und ist das größte der Visceralganglien. Man findet es am Dache der Mantelhöhle, zwischen dem Dache und der Unterseite der quer dem Visceralnucleus vorgelagerten Niere. Nach den beiden andern Visceralganglien entsendet es vom Hinterrande je eine Verbindung (11 und 3), von denen diejenige mit dem rechten Ganglion die stärkere ist; zudem geht von der rechten vorderen Ecke ein Nerv (7) nach dem rechts und dorsalwärts gelagerten After, von der linken vorderen Ecke entspringen drei Nerven, welche Herz, Niere und Kieme versorgen (8, 9, 10). Zwei dieser Nerven (9 und 10) bilden eine Anastomose, der mittlere (9) zieht mit einer schwachen, nach rechts concaven Krümmung an der Basis der Kiemen bis an der vorderen Spitze der Mantelhöhle proximalwärts.

Das rechte Visceralganglion (»ganglion abdominal droit« Milne-Edwards, »rechtes Commissuralganglion« von Jhering, »Subintestinalganglion« Spengel) liegt auf der rechten Seite, der dünnen Membran aufgelagert, die den Visceralnucleus an der Ventralseite überkleidet, und zwar in der Nähe der Wandung des Nucleusstieles. Es ist dreieckig gestaltet (Fig. 7 *A*), mit dem längsten Durchmesser in dorsoventraler Richtung, einmal fand ich es in der Mitte eingeschnürt, wobei der dorsale Abschnitt der größere war. Es gehen von hier aus die folgenden Nerven aus:

(1) die Anastomose mit dem rechten Pedalganglion, welche sich ganz wie (13) auf der linken Seite verhält.

(2) das Pleuro-visceralconnectiv, dünner als (12), das unter den Darm hindurch nach dem linken Pleural(Cerebral)ganglion zieht.

(3) eine dicke Verbindung mit dem mittleren Visceralganglion,

der einzige Stamm, der von dem ventralen Ende des Ganglions entspringt, alle andern Nerven gehen von dem dorsalen Ende aus. Es zieht diese Verbindung, ganz wie (11) zwischen linkem und mittlerem Visceralganglion, dicht dem Visceralnucleus anliegend, quer über den Darm hin.

(4), (5) und (6) sind Nerven, welche sich in den Visceralnucleus einsenken, und wahrscheinlich Leber und Geschlechtsorgane versorgen.

Nach den Angaben von JHERINGS (4, S. 133) besteht jedes »Commissuralganglion« (rechtes und linkes Visceralganglion) aus zwei Abteilungen; von der größeren gehen die Verbindungen nach dem Cerebral-, Pedal- und dem mittleren Visceralganglion aus, während von der kleineren Abteilung je zwei Nerven entspringen, »die sich in die Wandung des Abdomens oder Nucleus, die Muskeln und die Kiemen verbreiten«. Aus der hier gegebenen Darstellung geht hervor, 1) daß die Zweiteilung der seitlichen Visceralganglien keine konstante Erscheinung ist und jedenfalls nur bei dem rechten vorzukommen scheint, 2) daß das linke Ganglion hauptsächlich das Osphradium (das nach VON JHERINGS Vermutung vom mittleren Ganglion aus innerviert wird) versorgt, das rechte dagegen die Eingeweide, und die eigentlichen Mantelnerven zu Herz, Niere und Kiemen vom mittleren Ganglion stammen. Die Darstellung VON JHERINGS (4, Taf. VI, Fig. 24) kommt mir zu schematisch vor. GEGENBAUR (2, S. 136) läßt merkwürdigerweise den Osphradialnerven vom rechten Visceralganglion ausgehen[1].

Nervensystem von Pterotrachea.

Infolge der langgestreckten Körperform liegen Cerebropleural-, Pedal- und Visceralganglien nahezu in dem gleichen Niveau.

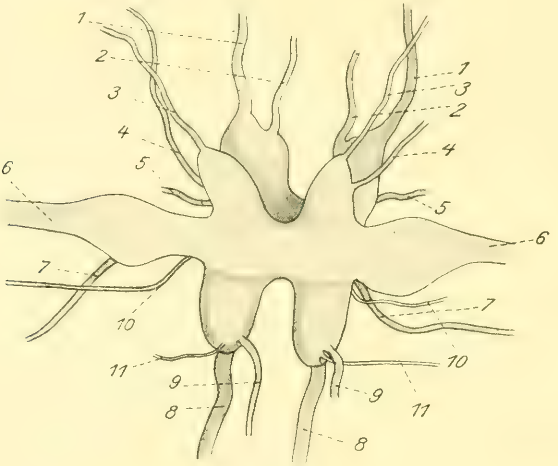
Die Cerebralganglien (Fig. 8, 9, 10) gleichen in ihrem Bau denjenigen von *Carinaria* (vgl. Fig. 3 u. 4). Auch hier kann man an jedem Ganglion vier Abteilungen unterscheiden, zwei vordere, eine seitliche und eine hintere, welche im Centrum des Ganglions auf der Dorsalseite durch ein dickes Polster von Ganglienzellen vereinigt werden. Die vordere ventrale und die hintere Abteilung sind etwas ventralwärts eingeknickt. Bei der Untergattung *Euryops* (Fig. 9) sind die Cerebralganglien viel gedrungener als bei *Pterotrachea s. s.* (Fig. 8).

---

[1] Nebenbei sei nur erwähnt, daß SOULEYET (12) die Pleuro-visceralconnective unrichtig beschreibt: er läßt das eine Connectiv (vom rechten Pleuralganglion) nach dem rechten Visceralganglion ziehen, vom linken Pleuralganglion aber geht nach ihm keine Verbindung nach dem linken Visceralganglion.

Von dem zugespitzten Ende des vorderen dorsalen Abschnittes gehen (Fig. 8, 9 u. 10) aus:

(3) ein Nerv (von Tschachotin (14) als Nervus tentaculorum, von Reupsch (11) als Tentakelnerv bezeichnet) nach dem Vorderrande der Augenkapsel, mit verschiedenen Seitenzweigen, welche sich nach der Dorsalseite der Kapsel oder nach dem eingebogenen medianen Ende der Retina begeben. Es ist dieser Nerv mit dem Tentakelnerven (Fig. 3, 3) von *Carinaria* homolog; die Tentakeln selbst fehlen bekanntlich bei *Pterotrachea*.



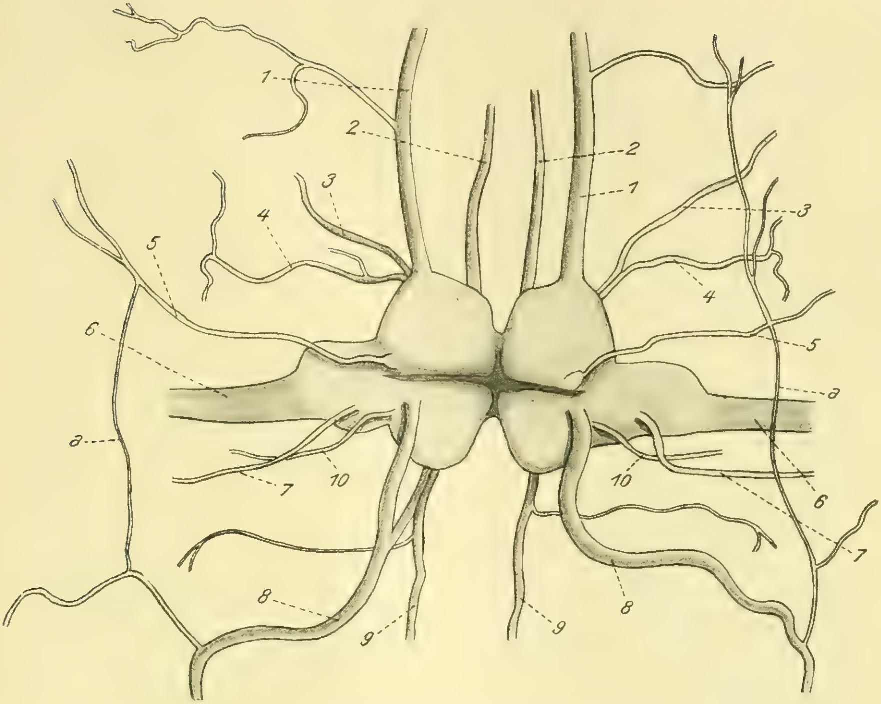
Textfig. 8.

Cerebralganglien von *Pterotrachea s. s.*, dorsale Ansicht. Vergr. 56. 1, Cerebro-buccalconnectiv; 2, Nerv nach den dorso-lateralen Teilen des Rüssels; 3, Nerv nach dem Vorderrande der Augenkapsel; 4, Nerv nach den ventralen Teilen der Augenkapsel; 5, Nerv nach den ventro-lateralen Partien des Kopfes; 6, Sehnerv; 7, Nerv nach der Statocyste; 8, Cerebro-pedalconnectiv; 9, Nerv nach den dorso-lateralen Körperwandungen; 10, Nerv nach den Seitenmuskeln des Auges; 11, Nerv nach den ventro-lateralen Körperwandungen.

(4) ein Nerv (Tschachotin: Nervus ventralis oculi, Reupsch: ventraler Kopfnerv), der sich an der Ventralseite der Augenkapsel verzweigt.

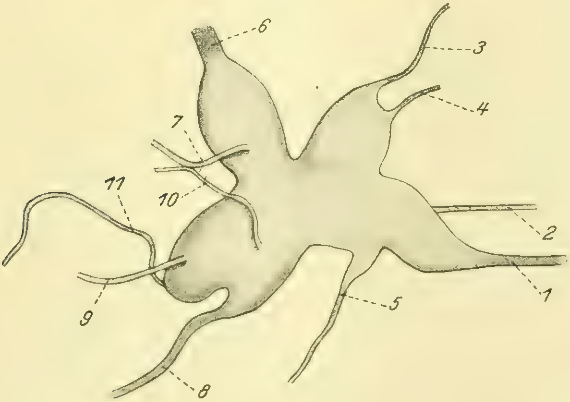
Von dem vorderen ventralen Abschnitt entspringen:

(1) das Cerebro-buccalconnectiv (Tschachotin: Commissura cerebro-buccalis, Reupsch: Speicheldrüsen-Lippennerv), das zu beiden Seiten des Oesophagus nach vorn zieht, sich in die Muskeln der Schlundmasse einsenkt und, nachdem die Speicheldrüsen von ihm innerviert worden sind, sich nach den auf der Schlundmasse, unterhalb des Oesophagus gelagerten Buccalganglien begibt. Diese (Fig. 11) sind klein und abgerundet; sie sind durch eine kurze aber deutliche Com-



Textfig. 9.

Cerebralganglien von *Pterotrachea* (*Euryops*), in dorsaler Ansicht. Vergr. 112. Die Ziffern entsprechen denjenigen von Fig. 8. Zudem: *a*, Anastomose zwischen den Nerven (5) und dem Cerebropedalconnectiv (8). Auf der linken Seite der Abbildung sieht man den doppelten Ursprung des Cerebro-pedalconnectivs, an dessen Aufbau sich auch das Pleuro-pedalconnectiv beteiligt.



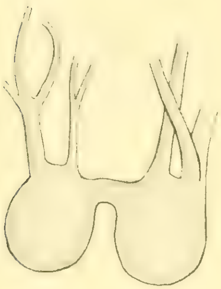
Textfig. 10.

Cerebralganglion von *Pterotrachea* (*Pterotrachea s. s.*), halb von rechts und von vorn. Vergr. 70. Die Ziffern entsprechen denjenigen von Fig. 8.

missur am Vorderrande unter sich verbunden und geben ausschließlich von der proximalen Seite Nerven nach dem Schlundkopf, der Radulatasche und dem Oesophagus ab. Welcher von diesen Nerven das Cerebro-buccalconnectiv ist, habe ich nicht entscheiden können.

(2) ein proximalwärts ziehender Nerv (Tschachotin: Nervus dorsalis proboscidis, Reupsch: dorsaler Schnauzennerv), der sich in zahlreiche Äste nach den Muskeln des Rüssels auflöst.

(5) ein Nerv an der Ventralseite des Ganglions, der mit einer kleinen Anschwellung anfängt (Fig. 9 u. 10) und die ventrolateralen Teile des Kopfes, unterhalb der Augenkapsel innerviert (Tschachotin: Nervus ventralis oculi, Reupsch: lateraler Schnauzennerv). Er geht auch eine Anastomose ein (Fig. 9,*a*) mit dem Cerebro-pedalconnectiv (8), diese Anastomose zieht dann weiter proximalwärts und gibt verschiedene Äste nach den Kopfwandungen ab.



Textfig. 11.

Buccalganglien von *Pterotrachea*, in dorsaler Ansicht. Vergr. 68.

Die seitlichevorspringende Partie des Cerebralganglions setzt sich in den mächtigen Sehnerven (Tschachotin und Reupsch: Nervus opticus) (6) fort, von der Unterseite (Fig. 9 u. 10) entspringt ein Nerv (7) nach der Statocyste (Tschachotin und Reupsch: Nervus staticus).

Von der hinteren Abteilung gehen aus:

(8) das Cerebro-pedalconnectiv (Tschachotin: Commissura cerebro-pedalis, Reupsch: Cerebro-Pedalconnectiv), das von der Ventralseite des Ganglions mit einer Anschwellung anfängt und dann als dicker Strang nach hinten zieht nach den Pedalganglien, die beiderseitigen Connective schließen den Darm zwischen sich und geben bald nach dem Ursprunge von den Cerebralganglien eine Anastomose (Fig. 9,*a*) nach den Nerven (5) ab. Einmal beobachtete ich bei *Euryops* (Fig. 9) an der einen und zwar an der rechten Seite eine Gabelung des Connectivs; es ist dies wohl als eine atavistische Erscheinung aufzufassen, welche noch die ursprüngliche Zusammensetzung aus Cerebro-pedal- und Pleuro-pedalconnectiven deutlich erkennen läßt; diese Gabelung ist, wie schon erwähnt, bei *Atlanta* und *Oxygyrus*, immer vorhanden.

(9) ein Nerv (Tschachotin: hinterer dorsaler Nerv, Reupsch: rostro-dorsaler Körpernerv), der sich nach dem Hautmuskelschlauch zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie begibt und hier plötzlich aufhört, sich aber scheinbar in eine durchsichtige helle Linie im Hautmuskelschlauch eine Strecke weit distalwärts fortsetzt.

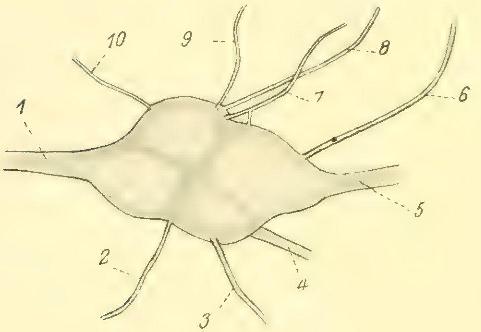
(11) ein feiner Nerv, (Tschachotin: hinterer ventraler Nerv, Reupsch: rostro-ventraler Körpernerv), der die ventro-lateralen Körperwände hinter den Augen innerviert.

(10) ein von der lateralen Wandung des Ganglions entspringender Nerv (Tschachotin: Nervus basalis oculi), der die am Seitenrande des Auges sich inserierenden Muskeln versorgt. Er geht eine Verbindung mit dem Nerven zu der Statocyste (7), den er kreuzt, ein; es ist diese Verbindung zuerst von Tschachotin (14, S. 44, Textfig. 13) erkannt worden, nachdem Claus (1, S. 108) den hier (10) genannten Nerven irrtümlich für einen Seitenast des Statocystennerven gehalten hatte. Reupsch (11, S. 355) scheint diesen Nerven nicht beobachtet zu haben.

Vergleichen wir die Cerebralganglien von *Pterotrachea* und *Carinaria* (Fig. 10 u. 4) miteinander, dann fällt, besonders bei Betrachtung von der Seite, die große Übereinstimmung auf; die Gestalt der Ganglien sowie die austretenden Nerven zeigen in beiden Gattungen fast genau das gleiche Verhalten. Nur den Nerven (10) bei *Pterotrachea*, der sich mit dem Statocystennerven verbindet, habe ich nicht bei *Carinaria* auffinden können.

Ein besonderes Pleuro-visceralconnectiv suchen wir bei *Pterotrachea* vergebens; wir sehen also nirgends eine direkte Verbindung zwischen Pleural- und Visceralganglien. Zwar scheint der Nerv (9) mit dem bei *Carinaria* ebenfalls (9) genannten Pleuro-visceralconnectiv homolog; doch hört der Nerv bei *Pterotrachea* etwas weiter distalwärts in der dorso-lateralen Linie der Körpermuskulatur auf (s. oben). Wie weiter unten besprochen wird, müssen wir uns vorstellen, daß die Verbindung zwischen Pleural- und Visceralganglien nur durch das Cerebro-pedalconnectiv gehen kann.

Tschachotin (14) ist wohl derjenige, der bei Gelegenheit einer eingehenden Untersuchung der Statocyste bei *Pterotrachea* auch die sorgfältigste Beschreibung der Cerebralganglien dieser Gattung gegeben hat. Seine Angaben (14, S. 43, 44, Textfig. 2, 12 u. 13) stimmen gut mit den meinigen überein. Er faßt die hier vorn und dorsal genannte Partie als »dorsale Portion« auf und stellt sie mit der seitlichen zusammen, als vorwiegend sensorielle Abteilung den beiden andern Portionen gegenüber. Zwei der von ihm aufgeführten Nerven habe ich nicht beobachtet; es sind dies der von ihm mit *ln* (s. seine Textfig. 12) bezeichnete Nerv, der etwas vor den Sehnerven entspringt und die Augenkapsel innerviert, weiter der *t* genannte Nerv (bei *Pterotrachea coronata*) zu den dorsalen Teilen der Körperdecke, welcher Nerv aus der dorsalen Partie des hinteren Teiles des Ganglions hervorgeht; freilich habe ich in dieser Hinsicht nur Exemplare der Untergattung *Euryops*, zu welcher *Pt. mutica*, wo der betreffende Nerv ebenfalls (nach Tschachotins Angaben) fehlt, gehört, untersuchen können. Ganz neuerdings hat Reupsch (11) in einer ausführlichen Abhandlung über die Anatomie und Histologie von *Pterotrachea* auch das Nervensystem dieser Gattung besprochen; auf die Resultate seiner Vorgänger geht er nur in aller Kürze ein. Erstens hat er eine viel längere Commissur zwischen den Buccalganglien gefunden (S. 352, Taf. XVII, Fig. 82), etwa in der Weise wie ich dieselbe für *Carinaria* verzeichnete. Ebenso wie ich selbst vermißte er Connective, welche eine direkte Verbindung zwischen Cerebral- und Buccalganglien darstellen, konnte aber mit Leichtigkeit nachweisen (S. 355), »daß Fasern aus den Buccalnerven in die Cerebralnerven und umgekehrt übertreten«. An jedem Cerebralganglion unterscheidet er ebenfalls vier Abteilungen, die er als dorsale, rostroventrale, caudoventrale und laterale unterscheidet. Auch mit seiner Beschreibung der abgehenden Nerven kann ich mich fast ganz einverstanden erklären, nur hat er wahrscheinlich den Nerven (10), von Tschachotin Nervus basalis oculi genannt, übersehen.



Textfig. 12.

Pedalganglion von *Pterotrachea*, von links. Vergr. 68. 1, Cerebro-pedalconnectiv; 2, Nerv nach den ventralen Körperteilen zwischen Augen und Flosse; 3, Nerv nach der Flossenbasis; 4, Flossennerv; 5, Schwanznerv; 6, Nerv nach den ventralen Körperteilen zwischen Flosse und Visceralnucleus (beim Männchen innerviert der rechte Ast auch den Penis); 7, Nerv nach den seitlichen Körperwandungen; 8, Pedo-visceralanastomose; 9, 10, Nerven nach den seitlichen und vorderen Körperwandungen.

Die Pedalganglien liegen am Vorderrande der Flosse und stellen zwei länglich-ovale, etwa in der Mitte der Länge durch eine verhältnismäßig schmale Commissur verbundene Massen dar. Jedes Ganglion besteht von der Außenseite betrachtet aus vier durch undeutliche Furchen getrennte Abteilungen, eine vordere, eine obere, eine untere und eine hintere (Fig. 12), alle nahezu gleich groß[1]. Die untere Abteilung liegt, wie aus Fig. 13 (S. 265), die die ventrale Ansicht der Pedalganglien gibt, hervorgeht, etwas mehr median, und zwischen diesen unteren Abteilungen verläuft die Commissur.

---

[1] Reupsch (11, S. 356—357) unterscheidet hier nur eine größere dorsale und eine ventrale Partie.

Aus der vorderen Portion geht nur ein einziger aber sehr starker Stamm hervor, das Cerebro-pedalconnectiv (Fig. 12 und 13, 1), die beiden Connective bilden den langgestreckten Schlundring.

Aus der oberen Abteilung entspringen von vorn nach hinten die folgenden Nerven (Fig. 12):

(10) ein Nerv nach den seitlichen Körperwandungen.

(9) desgleichen.

(8) ein anfänglich dicker Stamm, der, auf der linken Seite, erst der Aorta cephalica[1] dicht anliegend eine Strecke weit nach hinten verläuft und diese Aorta auf der Höhe des ersten und größten Flossenstummels, etwa in der Mitte der Flossenbasis, verläßt, dann schräg dorsal- und distalwärts aufsteigt und als äußerst dünner Nerv unmittelbar unterhalb des Hautmuskelschlauches auf der dorso-lateralen und linken Seite des Körpers zieht und in das linke (oder besser mediane) Visceralganglion auf der Dorsalseite des Darmes endet. Der auf der rechten Seite verlaufende Nerv (8) begleitet die Aorta cephalica fast über der ganzen Länge und behält das gleiche Kaliber bei. Dicht vor dem Visceralnucleus, wo die Aorta cephalica rechts vom Darme ansteigt, verläßt der Nerv ihre Wandung und endet dann gleich in das oben genannte linke Visceralganglion; doch gibt er auf der Höhe des ersten Flossenstummels einen Ast ab, der, wie der linke Nerv (8), schräg dorsal- und distalwärts ansteigt und unterhalb des Hautmuskelschlauches auf der dorso-lateralen und rechten Seite des Körpers zieht, um schließlich als außerordentlich dünner Faden in das rechte (oder hintere) Visceralganglion zu enden.

(7) ein Nerv nach den seitlichen Körperwandungen, wie (9) und (10)[2]. Der Nerv auf der linken Seite zeigt am Ursprung eine kleine Gabelung (Fig. 12); derjenige auf der rechten Seite zeigt diese Gabelung nicht, dagegen sah ich ihn einmal (Fig. 13) eine Anastomose (*a*) mit dem Nerven (9), der eine gleiche Funktion hat, eingehen.

Die hintere Abteilung des Ganglions hat nur zwei Nerven:

(5) der dicke Schwanznerv; die beiden Nerven ziehen zwischen den Flossenstummeln direkt nach hinten und zwar an der Wandung einer dünnen Arterie, welche als Seitenzweig der aus der Aorta cephalica

---

[1] Bekanntlich verläuft die Aorta cephalica vom Herzen erst ventral vom Darme proximalwärts und entsendet beim Durchtritt durch den Schlundring einen starken Ast, welcher unmittelbar proximal von den Pedalganglien schräg hinabsteigt und in die Flosse eintritt.

[2] Reupsch (l. c.) faßt diese drei Nerven als mittlere laterale Körpernerven zusammen.

unmittelbar vor den Pedalganglien entspringenden Flossenarterie zu betrachten ist: die Flossenarterie gibt ventral von den Pedalganglien einen zurückverlaufenden Ast, die Arteria caudalis, ab, welche sich ventral von der Aorta cephalica distalwärts wendet und sich nach dem Schwanze begibt. Die Schwanznerven liegen der Wandung dieser Arteria caudalis auf und geben feine Fasern ab, ziehen ventral vom Visceralnucleus an diesem vorbei und treten schließlich am Ende des Schwanzes in den hier beim unversehrten Tiere stets vorhandenen Schwanzfaden ein.

(6) auf der ventralen Seite der Abteilung (s. Fig. 13) geht ein Nerv ab, der anfänglich ganz parallel mit den Schwanznerven nach hinten zieht, und dann die ventrale Körperwandung zwischen Flosse und Visceralnucleus versorgt. Der Nerv auf der rechten Seite ist beim Männchen dicker als derjenige der andern Seite und am Anfang etwas verdickt; ein Ast dieses Nerven innerviert den Penis[1].

Die untere Abteilung des Pedalganglions gibt drei Nerven den Ursprung:

(2) vom vorderen Rande entspringt ein Nerv (Fig. 13) der proximalwärts verläuft und die ventrale Körperwandung zwischen den Augen und der Flosse versorgt (REUPSCH: mittlerer ventraler Körpernerv).

(3) ein andrer Nerv geht vom Seitenrande aus und innerviert die an der Flossenbasis gelegenen Körperteile.

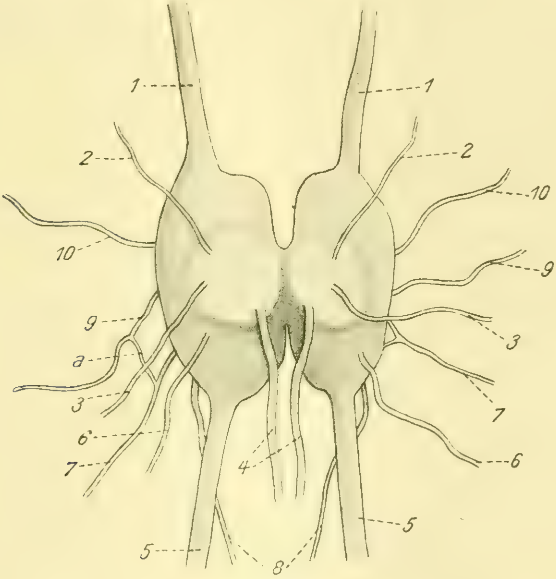
(4) die beiderseitigen, starken Nerven vom distalen Rande entspringen nahe zusammen und begeben sich zu der Flosse, wo sie sich mannigfach verästeln. Beim Männchen wird von einem dieser Äste auch der Saugnapf innerviert; laut den Untersuchungen KRASUCKIS (5, S. 399, Taf. XVII, Fig. 4) findet sich auf der Dorsalseite des Saugnapfes ein kleines Ganglion, das übrigens auch ganz neuerdings von REUPSCH (11, S. 353), dem die Abhandlung KRASUCKIS offenbar unbekannt blieb, erwähnt wurde.

---

[1] Dieses Verhalten scheint zwar abweichend von den bei Gastropoden üblichen Befunden, da doch der Penis vom Cerebralganglion aus innerviert wird, doch haben wir es hier mit derselben Erscheinung zu tun, welche nach VON IHERINGS Angaben (4, S. 131) bei den höher stehenden Formen seiner »Orthoneuren« und speziell unter den Rachiglossen vorkommt, wo der Penisnerv an dem rechten Cerebro-pedalconnectiv bis zum Pedalganglion hinabrücken kann, so daß es scheint, es ginge die Innervation des Penis von diesem letzten Ganglion aus. Es sei noch erwähnt, daß LEUCKART (6, S. 23) den Penisnerven aus den rechten Schwanznerven hervorgehen läßt und daß REUPSCH (11, S. 358) ihn aus dem linken Visceralganglion herleitet.

In neuester Zeit hat Reupsch (11, S. 357) die Pedalganglien von *Pterotrachea* genau beschrieben; nur in der Hauptsache, nämlich der Verbindung der Pedal- und Visceralganglien, weicht meine Beschreibung, wie jetzt gezeigt werden wird, erheblich von der seinigen ab. Auch weiß ich übrigens seine »mittlere dorsale Körpernerven« nicht mit den von mir gesehenen in Einklang zu bringen.

Unter den von den Pedalganglien entspringenden Nerven sehen wir zwei Nerven, die (8) sich mit den Visceralganglien in Verbindung setzen. Wenn wir nun das Nervensystem von *Carinaria* zum Vergleich heranziehen, so ist meines Erachtens nur ein Schluß möglich: Die Nerven (8) stellen, wenigstens teilweise, die sekundären Pedal-visceralanastomosen dar. Der linke Nerv ist eine solche Anastomose in seiner ganzen Ausdehnung; er zieht vom linken Pedalganglion nach dem linken Visceralganglion, wird in seinem distalen Verlaufe äußerst dünn und zart und ist hier dem Muskelschlauch des Körpers dicht angelagert. Auch der rechte Nerv, der vom rechten Pedalganglion nach dem rechten Visceralganglion verläuft, zeigt genau das gleiche Verhalten, nur kommt hinzu, daß auf der Höhe des ersten Flossenstummels ein an Umfang nicht abnehmender Zweig an



Textfig. 13.

Pedalganglien von *Pterotrachea*, in ventraler Ansicht; Vergr. 68. Die Ziffern entsprechen denjenigen von Fig. 12. Zudem: *a*, Anastomose zwischen den Nerven (7) und (9).

der Aorta cephalica weiter entlang zieht nach dem linken Visceralganglion.

Diesen von Leuckart Ramus aorticus[1] genannten Zweig (6, S. 23) betrachte ich als das distale Ende des rechten Cerebro-visceralconnectivs, dessen proximale Hälfte mit dem rechten Cerebro-pedalconnectiv verschmolzen ist. Wir müssen uns dann vorstellen, daß infolge der bedeutenden Streckung des Körpers die drei Ganglienkomplexe nahezu in dasselbe Niveau gelangt sind und dementsprechend auch die verbindenden Connective miteinander verschmelzen. So ist das vom rechten Cerebral(Pleural)-ganglion nach dem linken Visceralganglion ziehende Connectiv hier bei *Pterotrachea* bis zu dem rechten Pedalganglion mit dem Cerebropedalconnectiv zu einem einzigen Connectiv verwachsen, distal vom rechten Pedalganglion ist es noch eine Strecke weit mit der Pedalvisceralanastomose verbunden und tritt dann erst frei hervor. Von Jhering war, meiner Ansicht nach, der Wahrheit ganz nahe, als er über Leuckarts Ramus aorticus, den er selbst nicht auffand und deshalb anzweifelte, schrieb (4, S. 135): »Sollte übrigens Leuckarts Angabe von andrer Seite doch bestätigt werden, so würde man vielleicht in diesem Ramus aorticus einen Rest der zugrunde gegangenen Cerebro-visceralcommissur zu sehen haben.« Von Jhering selbst glaubte an eine direkte Verbindung zwischen Cerebral- und Visceralganglien, nach Analogie mit *Carinaria*. Spengel (13, S. 341, 342) sagt: »es war mir bei den langgestreckten Pterotracheen, die mir allein zu Gebote standen, nicht möglich, zu ermitteln, ob der aus dem linken »Pedalganglion« kommende Nerv zum rechten Visceralganglion und umgekehrt der aus dem rechten Pedalganglion kommende zum linken Visceralganglion zieht, und ich muß gestehen, daß ich die Beantwortung dieser Frage für *Pterotrachea* fast für unmöglich halten möchte, wo sechs sehr lange und sehr feine Nerven nahezu parallel dicht nebeneinander verlaufen.« Doch gibt er (l. c. Taf. XVII, Fig. 5) eine schematische Darstellung des Centralnervensystems von *Pterotrachea*, in welcher eine tatsächliche Kreuzung von Pedal-visceralconnectiven angenommen wird. Spengel war, wie schon bemerkt, der Meinung, die Pleuralganglien seien mit den Pedalganglien, nicht mit den Cerebralganglien, verschmolzen. Reupsch (11, S. 357, Textfig. 29) hat über die »Pedo-visceralconnective« eine ganz ähnliche Auffassung.

---

[1] Dieser Autor scheint auch die sekundären Pedo-visceralanastomosen gesehen zu haben, wenn er sie auch nicht als solche erkannte, er läßt aber auf beiden Seiten von diesen Anastomosen einen Ramus aorticus abgehen, die beiden Rami vereinigen sich nach seiner Darstellung und weichen in der Nähe der Visceralganglien wieder auseinander.

Wenn wir auch jetzt das vom rechten Cerebralganglion nach dem linken Visceralganglion ziehende Connectiv nachweisen können, so ist es doch nicht möglich, das andre Connectiv, vom linken Cerebralganglion zu dem rechten Visceralganglion, unter den Darm hindurch, ebenfalls aufzufinden und wir müssen annehmen, daß es bei *Pterotrachea* ganz verloren gegangen ist. Schon *Oxygyrus* und *Carinaria* zeigen die Vorläufer der Verkümmerung, denn bei beiden Gattungen ist das letztgenannte Connectiv viel dünner und zarter als das vom rechten Cerebralganglion ausgehende.

Die Visceralganglien von *Pterotrachea* sind, wie Leuckart (6), Gegenbaur (2), von Jhering (4) u. A. angaben, zwei an der Zahl. Sie liegen hier oberhalb des cylindrischen, vor dem Visceralnucleus etwas eingeschnürten, Hautmuskelschlauches, in den durchsichtigen Körperbedeckungen, welche hier, proximal vom Visceralnucleus, eine ansehnliche Dicke erreichen. Das linke Visceralganglion ist eigentlich in der Medianlinie, oberhalb des Darmes, gelagert und zwar mehr proximal als das andre, das etwas größer ist und am rechten Vorderrande des Visceralnucleus liegt. Wie bringen wir diese Ganglien nun in Übereinstimmung mit den drei Ganglien von *Carinaria*? Die Lösung dieser Frage ist nicht schwer, wenn wir auch bei *Pterotrachea* das nach der Medianlinie verschobene linke Visceralganglion einen Nerven nach dem Osphradium abgeben sehen und weiter beobachten, daß das größere rechte Ganglion den Visceralnucleus und die Niere innerviert. Wir sehen dann ein, daß das linke Visceralganglion von *Pterotrachea* ganz mit demselben Ganglion von *Carinaria* übereinstimmt, daß das rechte aber eine Verschmelzung darstellt des mittleren und des rechten Ganglions letztgenannter Gattung. Auch von Jhering (4, S. 134) scheint dieser Meinung zu sein, während Spengel sich (13, S. 431) dahin äußert, daß er das linke Visceralganglion von *Pterotrachea* dem mittleren von *Carinaria* gleichstellt[1], und dazu, wahrscheinlich durch die Angabe Gegenbaurs (2, S. 136) irregeführt, annimmt, daß die Innervation des Osphradiums bei *Atlanta*, *Carinaria*, *Pterotrachea* und *Firoloida* vom rechten Visceralganglion ausginge.

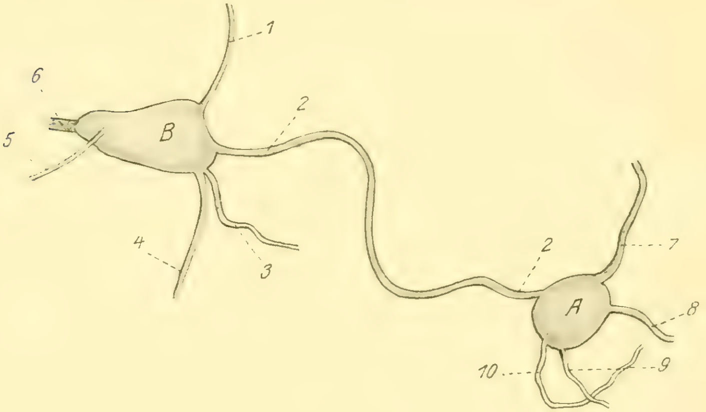
---

[1] Auch Leuckart (6, S. 24, Fußnote 3) sieht das linke Visceralganglion von *Pterotrachea*, das er richtig als das Innervationscentrum für das Osphradium erkannte, für das mittlere Visceralganglion von *Carinaria* an.

Die beiden Visceralganglien von *Pterotrachea* (Fig. 14) sind durch ein dorsal vom Darm verlaufendes Connectiv verbunden. Das linke oder, wie man es auch nennen möchte, vordere Ganglion (*A*) hat rundliche Gestalt und liegt gerade ventral vom Pericard. Vom proximalen Rande gehen die folgenden Nerven aus:

(7) ein Nerv, der gerade dorsalwärts zieht und in das langgestreckte, in der Längsachse des Körpers unmittelbar vor dem Visceralnucleus gelagerte Osphradium endet, und zwar mittels eines langgestreckten, auf der Basis des Osphradiums verlaufenden Ganglions.

(8) der Ramus aorticus, der schon bald nach dem Ursprunge vom Visceralganglion sich der Wandung der Aorta cephalica anlegt und mit ihr bis an das rechte Pedalganglion zieht; es ist dies also das Ende des linken Nerven (8) in Fig. 13.



Textfig. 14.

Visceralganglien von *Pterotrachea*, von rechts. Vergr. 68. 1, Nerv nach der Niere; 2, Commissur zwischen den Ganglien (zu kurz gezeichnet); 3, Anastomose mit dem rechten Pedalganglion; 4, Nerv nach dem Visceralnucleus (Genitalnerv); 5, desgleichen (Lebernerv); 6, desgleichen (Lebernerv ?); 7, Nerv nach dem Osphradium; 8, Nerv, der der Aorta entlang zieht und in das rechte Pedalganglion endet (Ramus aorticus); 9, Anastomose mit dem linken Pedalganglion; 10, Nerv nach dem Pericard; *A*, vorderes; *B*, hinteres Visceralganglion.

(9) ein ganz feiner Nerv, der links an der dorso-lateralen Wandung des Hautmuskelschlauches zieht, dann allmählich an Dicke zunimmt und in das linke Pedalganglion endet; es ist dies also das Ende des Nerven (8) in Fig. 12, und stellt die sekundäre linke Pedo-visceralanastomose vor.

(10) ein Nerv, der erst ventralwärts verläuft, dann von rechts nach links über die ventrale Spitze des Pericards hinüber

zieht und die Wandung des Pericards mit sehr feinen Zweigen versorgt[1].

Vom distalen Rande des vorderen Visceralganglions geht dann ein dicker Stamm (2) nach dem rechten Visceralganglion.

Letzteres, das wir uns also aus der Verschmelzung von mittlerem und rechtem Visceralganglion von *Carinaria* hervorgegangen zu denken haben, hat eine meist eiförmige Gestalt (Fig. 14) und entsendet vom stumpferen proximalen Pole außer der schon erwähnten Verbindung mit dem vorderen Visceralganglion die folgenden Nerven:

(1) einen Nerven, der die gleich dorsalwärts vom Ganglion gelegene Niere innerviert (nach Reupsch versorgt dieser Nerv auch das Herz).

(3) einen feinen Nerven, der sich ganz wie der Nerv (9) des vorderen Visceralganglions verhält, also dorso-lateral und zwar jetzt auf der rechten Körperseite, unterhalb des Hautmuskelschlauches, hinzieht, sich aber nicht direkt mit dem rechten Pedalganglion verbindet, sondern mit dem Ramus aorticus, dem linken Nerven (8) in Fig. 13 verschmilzt, und in seinem ganzen Verlaufe bis zu dem rechten Pedalganglion die sekundäre rechte Pedo-visceralanastomose darstellt.

(4) ein Nerv, der am rechten Rande des Visceralnucleus eine Strecke weit frei verläuft, sich dann in diesen Nucleus einsenkt, und die Geschlechtsorgane innerviert (Reupsch: Genitalnerv).

Vom distalen Pole des Ganglions gehen zwei Nerven ab:

(5) der sich ganz wie (4) verhält, aber wahrscheinlich die Leber versorgt.

(6) ein starker Nerv, der gleich in den Visceralnucleus verschwindet und sich hier nicht weiter verfolgen läßt, vielleicht auch nach der Leber hinzieht[2].

---

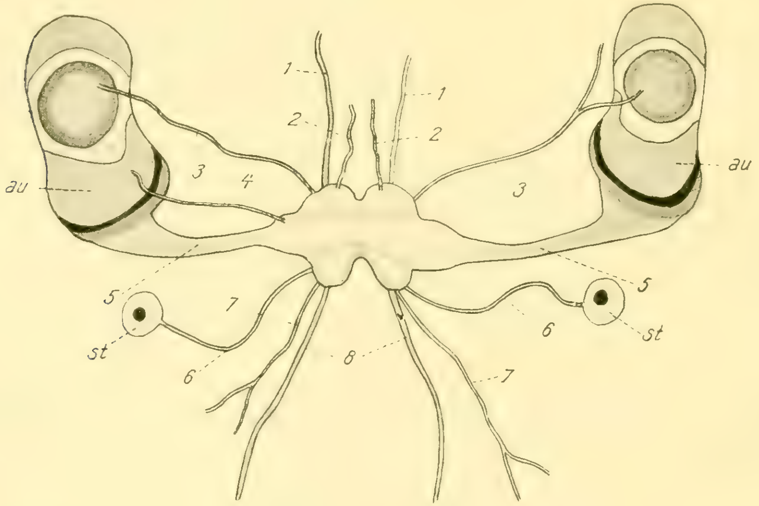
[1] Diese Angabe weicht erheblich von Reupschs Darstellung ab (11, S. 358), da dieser Autor den Herznerven aus dem rechten Visceralganglion hervorgehen läßt. Es hat dies auch eine gewisse Berechtigung, wenn wir annehmen dürfen, daß das letztere Ganglion aus der Verschmelzung des mittleren und des rechten Visceralganglions von *Carinaria* entstanden ist; nun ist es aber gerade das mittlere Ganglion, das bei letztgenannter Gattung, wie oben (S. 256) gezeigt wurde, die Mantelorgane (Herz, Niere und Kiemen), mit Ausnahme des Osphradiums, versorgt. Doch muß ich meine Behauptung, nach wiederholten Prüfungen, aufrecht erhalten, füge aber gleich hinzu, daß der Herznerv an der Spitze des Pericards einen feinen Zweig schräg ventral und proximalwärts absendet, welcher nach den in seinem Bereich liegenden Teilen des Hautmuskelschlauches zieht. Es ist wohl dieser Ast, den Reupsch (l. c., S. 358, Taf. X, Fig. 2) als »caudalen Körpernerven« beschreibt und abbildet.

[2] Reupsch erwähnt nur einen einzigen Lebernerven; dagegen fand er beim Männchen einen Nerven, der die Flimmerrinne nach dem Penis innerviert.

Die hier gegebene Darstellung der Visceralnerven ergänzt in einigen Punkten die Angaben Gegenbaurs (2, S. 160, Taf. VII, Fig. 14) und Leuckarts (6, S. 22—24, Taf. I, Fig. 2); doch glaube ich zum ersten Male die vergleichend-anatomisch so wichtige Verbindung der Visceralganglien mit den Pedalganglien klargestellt zu haben. Daß ich mich in dieser Hinsicht der Auffassung Spengels (13) und Reupschs (11) nicht anschließen kann und die Existenz gekreuzter Pedo-visceralconnective leugnen muß, wurde schon oben erwähnt.

Nervensystem von Firoloida.

Das Nervensystem von *Firoloida* gleicht im allgemeinen sehr demjenigen der vorigen Gattung; nur kommt es hier in viel ausgedehnterem Maße zu Verwachsungen von Nerven und Connectiven, wodurch die Sache recht kompliziert wird.



Textfig. 15.

Cerebralganglien von *Firoloida*, in dorsaler Ansicht. Vergr. 60. 1, Cerebro-buccalconnectiv; 2, Nerv nach den dorso-lateralen Teilen des Rüssels; 3, Nerv nach der Augenkapsel (auch Tentakelnerv bei dem Männchen); 4, Nerv nach den distalen Teilen der Augenkapsel; 5, Sehnerv; 6, Nerv nach der Statocyste; 7, Nerv nach den dorso-lateralen Körperteilen; 8, Cerebro-pedalconnecttiv. *au*, Auge; *st*, Statocyste.

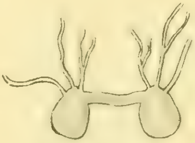
Die Cerebralganglien sind etwas einfacher gebaut als es bei *Pterotrachea* der Fall war (Fig. 15); vor allem sind die beiden vorderen Abteilungen zu einer einzigen Abteilung verschmolzen und können wir eine vordere, eine seitliche und eine hintere Portion unterscheiden.

Von der vorderen Portion gehen die folgenden Nerven aus:

(1) das Cerebro-buccalconnectiv, das zu beiden Seiten des Oesophagus nach vorn zieht und sich in die Muskeln der Schlundmasse einsenkt. Ein Ast begibt sich dann nach der Vorderseite eines Buccalganglions; diese Buccalganglien (Fig. 16) liegen als kleine, rundliche Gebilde auf der Schlundmasse, unterhalb des Oesophagus, und sind durch eine gut ausgebildete Commissur unter sich verbunden. Nur von der Vorderseite der Ganglien gehen drei, sich gleich verästelnde Nerven ab, welche die Muskeln der Schlundmasse, die Lippen und die Wandung des Oesophagus innervieren.

(2) ein feiner Nerv, der mehr median und dorsal entspringt und die dorsalen Rüsselteile versorgt.

(3) ein Nerv nach den Vorderteilen der Augenkapsel. Da ich kein Männchen habe untersuchen können, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob dieser Nerv auch den Tentakel versorge, zweifle aber daran kaum, da schon Leuckart (6, S. 21) einen solchen Tentakelnerven an der entsprechenden Ursprungsstelle erwähnt.



Textfig. 16.
Buccalganglien von *Firoloida*, in dorsaler Ansicht. Vergr. 95.

Die seitliche Portion der Cerebralganglien entsendet:

(4) einen Nerven nach den dorsalen Teilen der Augenkapsel (nur links beobachtet) und

(5) den mächtigen Sehnerven.

(6) Von der Ventralseite dieser Abteilung geht ein Nerv zu der rundlichen Statocyste.

Von der hinteren Abteilung der Cerebralganglien gehen aus:

(7) ein Nerv nach den hinter den Augen und dorso-lateral gelegenen Körperwandungen.

(8) das Cerebro-pedalconnectiv, das nach hinten zieht und sich mit dem Pedalganglion der entsprechenden Seite verbindet; die beiden Connective bilden hier also den weiten Schlundring, durch welchen der Oesophagus hindurchtritt, und schließen, wie bei *Pterotrachea*, auch das Pleuro-pedalconnectiv mit ein. Wir werden gleich sehen, daß wenigstens im rechten Connectiv auch das Pleuro-visceralconnectiv erhalten ist.

Die Pedalganglien (Fig. 17) liegen auch hier, wie bei den übrigen Gattungen, am Vorderrande der Flosse. Sie stellen zusammen eine breite abgeplattete Masse dar, in deren Mitte eine schwache Längsfurche kaum noch die Scheidung in zwei ursprünglich getrennte Ganglien bemerkbar macht. Es lassen sich übrigens keine besonderen Abteilungen an diesen Ganglien unterscheiden.

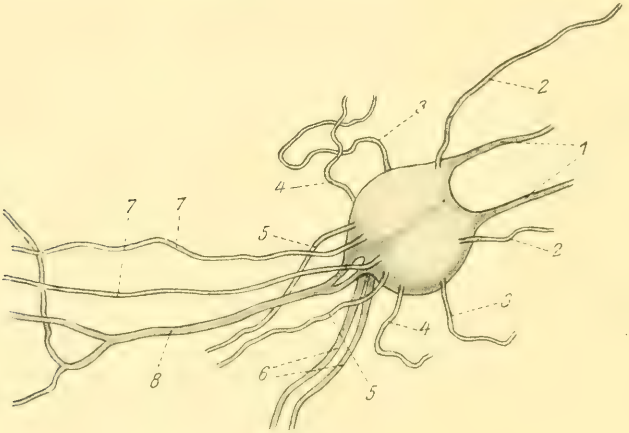
Von vorn nach hinten entspringen an jedem Pedalganglion:

(1) das Cerebro-pedalconnectiv nach den Cerebralganglien.

(2), (3) und (4) drei Nerven, welche die vordere, mittlere und hintere Rumpfpartie innervieren.

(5) ein Nerv, der die distal von der Flosse gelegene, ventrale Rumpfwand versorgt.

(7) ein dünner Nerv, der erst gerade distalwärts verläuft und sich dann mit dem gleichnamigen Nerven der andern Seite vereinigt. Beide Nerven zusammen verbinden sich dann mit dem gleich zu besprechenden Nerven (8) zu einem einzigen Stamm, der nach den Visceralganglien zieht. Die Nerven (7) können nichts andres als die auch bei *Carinaria* und *Pterotrachea* auftretenden Pedovisceralanastomosen sein.



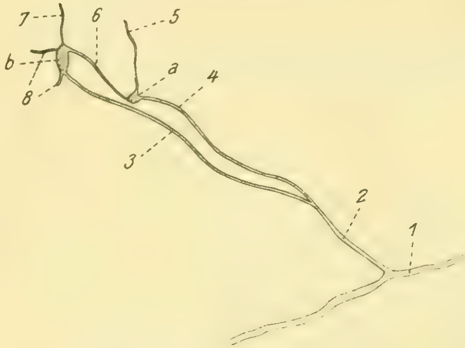
Textfig. 17.

Pedalganglien von *Firoloida*, halb von rechts und von der dorsalen Seite. Vergr. 70. 1, Cerebropedalconnective; 2, 3, 4, Nerven nach den vorderen, hinteren und mittleren Rumpfteilen; 5, Nerven nach den ventralen, hinter der Flosse gelegenen Körperteilen; 6, Flossennerven; 7, Anastomosen nach den Visceralganglien; 8, zu einem Stamme vereinigte Schwanznerven, in welchem auch das von dem rechten Cerebral- zu dem linken Visceralganglion ziehende Connectiv erhalten ist.

(8) die beiderseits am Hinterrande der Pedalganglien austretenden Nerven verbinden sich gleich zu einem einzigen, der distalwärts zieht und verschiedene Äste an die Haut entsendet. Dann vereinigt er sich mit den oben besprochenen, ebenfalls verschmolzenen Nerven (7); der auf diese Weise aus vier ursprünglich getrennten Nerven entstandene Stamm liegt überall der Wandung der Aorta cephalica auf; zieht etwas

rechts vom Darm distalwärts und löst sich in der Nähe des Visceralnucleus wieder auf (Fig. 18). Ein Ast (2) zieht an der rechten Seite des Darmes vorbei und spaltet sich bald: ein Zweig (4) geht zu dem linken (vorderen), ein andrer (3) zu dem rechten (hinteren) Visceralganglion; so treten die erst verschmolzenen Nerven (7) oder die Pedo-visceralanastomosen wieder zutage. Ein andrer Ast setzt den Hauptstamm fort und spaltet sich ventral vom Visceralnucleus in die beiden Schwanznerven. Wir müssen also annehmen, daß die Nerven (8) in Fig. 17 die Schwanznerven darstellen, welche sehr bald miteinander, später dann auch mit den Pedo-visceralanastomosen zusammenfließen und sich erst am distalen Ende wieder emanzipieren.

(6) die beiderseitigen Flossennerven, welche mit einer Anschwellung am Ganglion anfangen, dann sich nahe aneinander legen und in die Flosse ziehen, wo sie sich mannigfach verästeln.



Textfig. 18.

Visceralganglien von *Firoloida*, von rechts. Vergr. 100. 1, den Nerven 7 und 8 in Fig. 17 entsprechend; 2, abgespalteter Zweig von 1, der sich in 3 und 4 sondert; 3, nach dem hinteren Visceralganglion; 4, nach dem vorderen Visceralganglion; 5, Nerv nach dem Osphradium; 6, Commissur zwischen den Visceralganglien; 7, Nerv nach der Niere; 8, zwei Nerven nach dem Visceralnucleus; *a*, vorderes, *b*, hinteres Visceralganglion.

Die Visceralganglien von *Firoloida* zeigen das nämliche Verhalten wie diejenigen von *Pterotrachea*. Das kleinere, ursprünglich linke (Fig. 18) ist in der Medianlinie des Körpers, auf der Dorsalseite des Hautmuskelschlauches und am ventralen Pole des Pericards in der durchsichtigen Cutis eingebettet. Es ist meist rundlich gestaltet. Das hintere, auf der rechten vorderen Seite des Visceralnucleus gelagerte Visceralganglion ist etwas größer, länglich-oval und auch hier wohl, wie bei *Pterotrachea*, aus der Verschmelzung des rechten und des mittleren Visceralganglions hervorgegangen. Die Nerven in ihrem Bereich sind (Fig. 18) die folgenden: Der aus den Pedalnerven (7) und (8) hervorgegangene Stamm (s. o.) spaltet sich (Fig. 18, 1) in zwei Äste, von denen der ventrale gleich nach der Spaltung sich in die beiden ventral vom Visceralnucleus hinziehenden Schwanznerven sondert. Der dorsale Ast (2) spaltet sich wieder, ein Zweig (4) zieht an der rechten Seite des Darmes nach dem vorderen

Visceralganglion (*a*), der andre Zweig (3) begibt sich, ebenfalls auf der rechten Darmseite, nach dem zweiten Visceralganglion (*b*). Die beiden Ganglien sind durch eine kurze Commissur (6) verbunden. Zudem geht vom ersten Visceralganglion noch ein Nerv (5) gleich dorsalwärts nach dem hufeisenförmig gekrümmten, vor dem Visceralnucleus gelagerten Osphradium; vom hinteren Ganglion innerviert ein Nerv (7) die Niere, während zwei andre (8) sich gleich in den Nucleus hineinbegeben.

Bis so weit läßt sich also eine gute Übereinstimmung mit *Pterotrachea* erzielen; der Hauptunterschied besteht darin, daß die Schwanznerven und die Pedo-visceralanastomosen bei *Firoloida* zu einem einzigen Stamme zusammenfließen. Wo ist nun aber das noch bei *Pterotrachea* wenigstens teilweise frei verlaufende supraintestinale Pleuro-visceralconnectiv? Es kann bei *Firoloida* nur in dem rechten Cerebro-pedalconnectiv erhalten sein und tritt dann, in Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Pterotrachea*, auch distal von den Pedalganglien nirgends frei zutage, sondern ist erst mit dem rechten Schwanznerven, später mit den verschmolzenen Pedo-visceralanastomosen und Schwanznerven verbunden, und wird zuletzt, bis zu dem linken Visceralganglion stets von der rechten Pedo-visceralanastomose begleitet. Von dem subintestinalen Pleuro-visceralconnectiv, das also vom linken Cerebralganglion nach dem rechten Visceralganglion zieht, ist hier, ebensowenig wie bei *Pterotrachea*, keine Spur vorhanden.

Ohne Vergleich mit den Verhältnissen bei *Pterotrachea* würde man bei *Firoloida* zu ganz andern Schlüssen kommen, und es ist leicht begreiflich, daß auch Spengel (13, S. 342, Taf. XVII, Fig. 6), der wohl die genaueste Beschreibung des Nervensystemes bei letzterer Gattung geliefert hat, doch zu andern Resultaten gelangte. Zwar stimmt seine Abbildung sehr gut mit der von mir gegebenen Darstellung, allein seine Deutung der Befunde ist eine andre und zwar deshalb, weil er von der Meinung ausgeht, die Pleuralganglien seien mit den Pedalganglien verschmolzen und durch eine gekreuzte Commissur mit den Visceralganglien vereinigt. Nun sind erstens aber die Pleuralganglien mit den Cerebralganglien vereinigt und zudem besteht, bei *Firoloida* ebenso wie bei *Pterotrachea*, nur das eine Pleuro-visceralconnectiv (vom rechten Cerebralganglion zum linken Visceralganglion), das den Darm auf der Dorsalseite kreuzt, während das Connectiv der andern Seite, das schon bei *Oxygyrus* und *Carinaria* viel dünner ist als das erste, bei den beiden schalenlosen Gattungen ganz verloren geht.

Maße der Ganglien.

Vollständigkeitshalber gebe ich hier die von mir beobachteten Maße der Ganglien:

I. *Oxygyrus.*

Das untersuchte Tier hatte einen größten Schalendurchmesser von 6 mm.

Breite der Cerebralganglien zwischen den Anfängen der Sehnerven = 0,65 mm.

Breite der Pedalganglien = 0,55 mm.

Längsachse des linken Visceralganglions = 0.21 mm.

II. *Carinaria.*

Das untersuchte Tier hatte eine Gesamtlänge von 70 mm.

Breite der Cerebralganglien zwischen den Anfängen der Sehnerven = 1,44 mm.

Breite jedes Buccalganglions = 0,40 mm.

Breite der Pedalganglien = 0,82 mm.

Länge des rechten Visceralganglions = 0,37 mm, Breite = 0,26mm.

Länge des linken Visceralganglions = 0.35 mm, Breite = 0,29 mm.

Länge des mittleren Visceralganglions = 0,41 mm, Breite = 0,35mm.

III. *Pterotrachea.*

Das untersuchte Tier hatte eine Gesamtlänge von 78 mm.

Breite der Cerebralganglien zwischen den Anfängen der Sehnerven = 1,15 mm.

Breite jedes Buccalganglions = 0,24 mm.

Breite der Pedalganglien = 0,59 mm.

Größter Durchmesser des rechten Visceralganglions = 0,32 mm.

Größter Durchmesser des linken Visceralganglions = 0,19 mm.

IV. *Firoloida.*

Das untersuchte Tier hatte eine Gesamtlänge von 30 mm.

Breite der Cerebralganglien zwischen den Anfängen der Sehnerven = 0,57 mm.

Breite jedes Buccalganglions = 0,09 mm.

Breite der Pedalganglien = 0,37 mm.

Größter Durchmesser des rechten Visceralganglions 0,08 und 0,04 mm.

Größter Durchmesser des linken Visceralganglions 0,03 mm.

Schlußfolgerungen.

Wir wollen jetzt zur leichteren Übersicht des vorhergehenden die schematischen Fig. 1—4, Taf. XVII betrachten. Sie stellen das

Centralnervensystem der vier Gattungen *Oxygyrus*, *Carinaria*, *Pterotrachea* und *Firoloida* in schematischer Weise dar, und zwar als dorsale Ansicht in *A*, in der Ansicht von rechts in *B*. Schwarz sind stets die Ganglien, sowie die Verbindung zwischen den Visceralganglien und zwischen Cerebral- und Pedalganglien (Schlundring) vorgestellt. Die Cerebropleuralganglien werden mit *cpl*, die Pedalganglien mit *p* bezeichnet, das linke Visceralganglion mit *lv*, das mittlere mit *mv* und das rechte mit *rv*. Rot sind die Pleuro-visceralconnective und zwar stellt die ausgezogene Linie das supra-intestinale Connectiv vor, das von dem rechten Cerebralganglion nach dem linken Visceralganglion zieht, während die unterbrochene Linie das subintestinale Connectiv von dem linken Cerebralganglion nach dem rechten Visceralganglion vorstellt. Blau sind die Pedo-visceralanastomosen. Gelb sind die Schwanznerven.

Bei *Oxygyrus* (Fig. 19) finden wir nun ganz das typische Verhalten der Prosobranchier: der Darm tritt durch den engen Schlundring zwischen Cerebral- und Pedalganglien und weiter durch den hinteren Abschnitt der tordierten Visceralconnective; es finden sich drei Visceralganglien, welche auf der Dorsalseite des Darmes miteinander verbunden sind; das linke Visceralganglion ist durch das supraintestinale Connectiv mit dem rechten Cerebralganglion, das rechte Visceralganglion durch das subintestinale Connectiv mit dem linken Cerebralganglion verbunden. Anastomosen zwischen Visceral- und Pedalganglien treten nicht auf. Die Pleuralganglien sind mit den Cerebralganglien zu einer einzigen Masse verschmolzen, was sich bei *Oxygyrus* noch an der Gabelung des Cerebro-pedalconnectivs kundgibt.

Bei *Carinaria* (Fig. 20) hat sich nur wenig geändert, nur sind die Connective infolge des Zunehmens und der Streckung des Körpers in die Länge gestreckt und ist vor allem der lang ausgezogene Schlundring zwischen den Cerebral- und den Pedalganglien bemerkenswert. Das Cerebro-pedalconnectiv gabelt sich in der Nähe der Cerebralganglien nicht und zeigt also nicht mehr die Zusammenfließung der Cerebro-pedal- und Pleuro-pedalconnective[1]. Weiter sind die Pedalganglien mit den Visceralganglien derselben Seite durch eine Anastomose verbunden, welche auf diese Weise einen hinteren Schlundring bildet.

Große Änderungen treten nun aber bei *Pterotrachea* (Fig. 21) ein.

---

[1] Schon oben (S. 251, Fußnote) habe ich bemerkt, daß ich die Behauptung Spengels (13, S. 342) und Pelseneers (9, S. LIII), es gingen von den Cerebralganglien jederseits zwei Connective nach den Pedalganglien, nicht für richtig halten kann.

Das mittlere Visceralganglion ist mit dem rechten zu einer einheitlichen Masse vereinigt, auch ist das linke Visceralganglion nach der Medianlinie des Körpers gerückt. Weiter besteht von den Pleuro-visceralconnectiven nur noch das supraintestinale, das vom rechten Cerebralganglion bis zum rechten Pedalganglion ganz mit dem entsprechenden Cerebro-pedalconnectiv vereinigt ist, distal vom rechten Pedalganglion dann noch eine Strecke weit mit der rechten Pedo-visceralanastomose sich verbindet und erst dann der Aorta cephalica entlang, erst rechts, dann dorsal vom Darm, nach dem linken Visceralganglion zieht. Das subintestinale Pleurovisceralconnectiv, das schon bei *Oxygyrus* und *Carinaria* bedeutend schwächer ausgebildet ist als das andere, ist bei *Pterotrachea* ganz verschwunden.

Am meisten kompliziert liegen nun die Verhältnisse bei *Firoloida* (Fig. 22), da es hier immer mehr zu Verwachsungen und Verschmelzungen der Connective und Nerven kommt. Der vordere Abschnitt des Centralnervensystems gleicht allerdings noch ganz demjenigen von *Pterotrachea*, die hintere Abteilung aber zeichnet sich dadurch aus, daß die hier bei *Pterotrachea* noch getrennt verlaufenden Stämme nach und nach zu einem einzigen Stamme verschmelzen, der sich in der Nähe des Visceralnucleus wieder in die einzelnen zusammenstellenden Elemente auflöst. Der gemeinsame Stamm besteht aus den Pedo-visceralanastomosen, aus den Schwanznerven und aus dem supraintestinalen Pleuro-visceralconnectiv. Das letztere Connectiv tritt nirgends frei zu tage; es ist bis zu dem rechten Pedalganglion mit dem rechten Cerebro-pedalconnectiv, distal vom Pedalganglion erst mit dem rechten Schwanznerven, dann auch mit dem linken vereinigt und schließlich schließen sich noch die vorher verschmolzenen Pedo-visceralanastomosen an. Am Ende dieses Stammes, der erst ventral vom Darm, dann etwas rechts zieht und überall der Wandung der Aorta cephalica anliegt, trennen sich die Schwanznerven wieder ab, das supraintestinale Pleuro-visceralconnectiv geht, mit der linken Pedo-visceralanastomose vereinigt, rechts vom Darm nach dem linken Visceralganglion, während die rechte Pedo-visceralanastomose nach dem weiter distal gelegenen rechten Visceralganglion zieht, und zwar gleichfalls an der rechten Seite des Darmes.

So erläutert das Studium des Nervensystems der Heteropoden die schon von den älteren Autoren klar erkannte phylogenetische Reihe, welche von *Atlanta* und *Oxygyrus* nach *Carinaria*, dann weiter nach *Pterotrachea* und *Firoloida* zieht. Der Unterschied zwischen den beschalten und den schalenlosen Gattungen besteht hauptsächlich darin, daß bei den letzteren die Connective zwischen Cerebral- und Pedalganglien einerseits und zwischen Cerebral- und Visceralganglien anderseits teilweise miteinander verschmelzen, und zudem nur das supraintestinale Pleuro-visceralconnectiv bestehen bleibt, während das subintestinale bei *Pterotrachea* und *Firoloida* gänzlich verschwindet.

Helder, im November 1912.

Literaturverzeichnis.

1. C. Claus, Das Gehörorgan der Heteropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
2. C. Gegenbaur, Untersuchungen über die Pteropoden und die Heteropoden. Leipzig 1855.
3. Th. H. Huxley, On the Morphology of the Cephalous Mollusca. Phil. Transact. London. Vol. CXLIII. 1853.
4. H. von Ihering, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.
5. A. Krasucki, Untersuchungen über Anatomie und Histologie der Heteropoden. Bull. de l'Ac. d. Sci. Cracovie, Cl. d. Sci. math. et naturell. Ser. B. Sci. Nat. Mai 1911.
6. R. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. III. Heft (Heteropoden, Zwitterschnecken, Hectocotyliferen). Gießen 1854.
7. J. D. Macdonald, On the Anatomy and Classification of the Heteropoda. Transact. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXIII. 1864.
8. H. Milne-Edwards, Sur l'organisation de la Carinaire de la Méditerranée. Ann. d. Sci. nat. 2. Sér. T. XVIII. 1842.
9. P. Pelseneer, Le système nerveux streptoneure des Hétéropodes. Ann. d. l. Soc. Roy. Malacol. d. Belgique. T. XXVII. 1892.
10. Raffray, On the Anatomy, Physiology and Distribution of the Firolidae. Transact. Linn. Soc. London. Vol. XXVII. 1869.
11. E. Reupsch, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CII. 1912.
12. Souleyet, Zoologie de la Voyage autour du Monde de la »Bonite«, T. II. 1852.
13. J. W. Spengel, Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. 1881.
14. S. Tschachotin, Die Statocyste der Heteropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XC. 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVII.

Fig. 1—4. Schematische Darstellung des Centralnervensystems der Heteropoden. *A*, in dorsaler Ansicht; *B*, von rechts.

Fig. 1. *Oxygyrus.*
Fig. 2. *Carinaria.*
Fig. 3. *Pterotrachea.*
Fig. 4. *Firoloida.*

Schwarz sind die Ganglien, die cerebropedalen Connective und die Commissuren zwischen den Visceralganglien. Rot sind die Pleurovisceralconnective und zwar stellt die ausgezogene das supraintestinale, die unterbrochene Linie das subtestinale Connectiv dar. Blau sind die sekundären Pedo-visceralanastomosen. Gelb sind die Schwanznerven. *cpl*, Cerebropleuralganglien; *p*, Pedalganglien; *lv*, linkes; *mv*, mittleres; *rv*, rechtes Visceralganglion.

Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz.

IV. Teil.

Seinem Lehrer und Freunde, Viktor v. Ebner anläßlich des Rücktrittes vom Lehramte in treuer Verehrung und dankbarer Liebe gewidmet

von

Dr. **Josef Schaffer,**
o. ö. Professor der Histologie und Embryologie an der k. k. Universität in Graz.

Mit 4 Figuren im Text und Tafel XVIII, XIX.

Inhalt.

Seite
4. Das chondroide blasige Stützgewebe und seine Übergangsformen zum Knorpelgewebe bei Wirbellosen 280
    A. Der sogenannte Zungenknorpel bei Gastropoden (*Aplysia*, *Limnaea*, *Helix*, *Planorbis*, *Pterotrachea*, *Paludina*, *Ampullaria*, *Haliotis*, *Buccinum*, *Murex*, *Patella*, *Chiton*). — Geschichtliches . . 282
Erklärung der Abbildungen 344

4. Das chondroide, blasige Stützgewebe und seine Übergangsformen zum Knorpelgewebe.

Im vorhergehenden Abschnitt[1] habe ich zu zeigen versucht, daß die Chorda dorsalis und ein Teil jener Stützgewebe, die man mit ihr unter verschiedenen Namen (Knorpel ohne Grundsubstanz, Zellenknorpel, Kölliker; zellig-blasiges Bindegewebe, Leydig; Kapselgewebe, Fol; Turgorgewebe, v. Mack; endodermales Stützgewebe, Chun) vereinigt oder wenigstens verglichen hat (tissu fibro-hyalin

---

[1] Vgl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. 1910.

Renaut), einen eignen — chordoiden — Typus des Stützgewebes bilden[1].

Eine weitere Reihe von Stützsubstanzen, die ebenfalls mit der Chorda unter den genannten Titeln zusammengestellt wurden, zeigen bei genauerer Untersuchung, daß sie sowohl vom chordoiden Stützgewebe, als auch vom Knorpelgewebe getrennt werden müssen und ebenfalls einen eignen, zwischen beide einzureihenden Typus des Stützgewebes darstellen.

Dieser ist viel weiter verbreitet als das chordoide Stützgewebe und nähert sich dem Knorpelgewebe insofern, als das mechanisch-funktionelle Element nicht mehr die Zelle allein ist — obgleich diese noch den blasigen Charakter zeigen kann —, sondern vornehmlich die zu einer einheitlichen, mehr oder weniger widerstandsfähigen Intercellularsubstanz verschmolzenen Kapseln oder Oberflächendifferenzierungen. In den meisten Fällen kommt dieses Gewebe nicht für sich allein vor, sondern zwischen den Zellen erscheint entweder eine Art von Kittsubstanz (Interkapsularsubstanz), die bei reichlicher Entwicklung die Form von stützenden Balken annehmen und die Oberfläche des Skeletstückes nach Art eines Perichondriums überziehen kann; so entsteht ein morphologisch ganz mit niederen Formen des Knorpelgewebes übereinstimmendes Gewebe. Oder es schiebt sich zwischen die Zellen ein faseriges Fremdgewebe ein (Muskeln bei den Mollusken, leimgebende oder elastische Fasern bei verschiedenen Wirbeltieren), welches dann allseitig von den scheinbaren Zellmembranen umscheidet wird.

In jenen Fällen, in denen viele Zellen mit ihren Membranen ganz vereinzelt im Fremdgewebe liegen und an ihrer Verschmelzung verhindert werden, entstehen Gewebsformen, von denen es zweifelhaft sein kann, ob sie dem diffusen chordoiden oder dem chondroiden Typus zuzurechnen sind. Eine Entscheidung ist dann nur nach dem Verhalten der scheinbaren Zellmembranen zum umgebenden Fremdgewebe zu treffen.

Aus dem echten chondroiden Gewebe können die Zellen nur als hüllenlose Gebilde isoliert werden; die Kapseln oder Membranen, welche an Schnitten die Zellen zu umgeben scheinen, bleiben, insofern sie nicht durch eine Crusta der Zelle vorgetäuscht werden, stets mit dem Zwischengewebe im Zusammenhang oder bilden, wo ein solches fehlt, ein zusammenhängendes Fachwerk oder Scheidewandsystem, ganz wie im grundsubstanzarmen Knorpel.

---

[1] Auf die seither von Studnicka (Anat. Anz. Bd. XXXVIII, 1911. S. 497) an meiner Auffassung geübte Kritik, sowie auf die das Wesen des Chordagewebes berührenden Behauptungen von A. Bruni (Anat. Hefte, Bd. XLV, 1912, S. 309) soll an andrer Stelle eingegangen werden.

Daher habe ich dieses Gewebe als blasiges (vesiculöses) Stützgewebe von chondroidem Typus bezeichnet.

Dieses — kürzer ausgedrückt — chondroide, blasige Stützgewebe ist im allgemeinen durch größere Druck- und Biegungsfestigkeit ausgezeichnet, als das chordoide und steht so auch funktionell dem echten Knorpelgewebe näher, mit dem es außerdem durch genetische Übergänge verbunden ist. Anderseits muß es in seiner typischen Gestaltung vom Knorpelgewebe scharf getrennt werden. Während seine Zellen bei einigen niedrigen Formen, die gleichsam die Verbindung mit dem chordoiden Gewebe herstellen noch durch besondere Größe und reichlichen Wassergehalt ausgezeichnet sind, daher ähnliche Vacuolisierung zeigen, wie die Zellen des chordoiden Gewebes, nehmen die Zellen in den am meisten charakteristischen Formen eine feste und fast homogene Beschaffenheit an; durch letztere, sowie durch den Mangel an Retraktilität bleiben sie stets von den echten, protoplasmatischen Knorpelzellen verschieden. Auch besitzen sie niemals die specifische Assimilationsfähigkeit der letzteren und verhalten sich über ihre kapselartige Oberflächendifferenzierung hinaus indifferent gegenüber dem Zwischengewebe.

Als eine weitere Teilerscheinung ihrer mangelnden Protoplasmanatur kann auch der von Rollett[1] festgestellte Umstand gelten, daß sie sich auf elektrische Induktionsschläge nicht zusammenziehen, wie echte Knorpelzellen.

Gegenüber letzteren bleibt auch ein geringerer Grad von Färbbarkeit (mit Jod und verschiedenen Protoplasmafarbstoffen) bemerkenswert.

Nach diesen allgemeinen Vorbemerkungen gehe ich auf die Schilderung einzelner Formen dieses Gewebes bei verschiedenen Tierklassen über.

A. Chondroides blasiges Stützgewebe und Knorpelgewebe bei Wirbellosen.

Zunächst gehört hierher a. der sogenannte Zungenknorpel der Gastropoden (Cephalophoren).

Diese knorpelartigen Bildungen wurden auch als Schlundkopfknorpel (Leydig), Buccalknorpel (B. Haller), Mundknorpel, Stützbalken, Stützpolster (Plate), knorpeliger Stützapparat der Radula,

---

[1] Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871. S. 80.

Subradularknorpel (Nowikoff) usw. bezeichnet. Ihr Vorkommen beschränkt sich nicht auf die Gastropoden; sie finden sich auch bei amphineuren Mollusken (*Dentalium*; Lacaze-Duthiers[1], Fol[2]. *Chaetoderma*; Kowalewsky[3] und bei Cephalopoden (Loisel).

Anderseits sind ähnliche Stützorgane auch an andern Stellen bei Mollusken beschrieben worden; so z. B. in Gestalt der Lippenknorpel von Claparède[4]; in den Knorpelstacheln des Penis verschiedener Landmollusken von Semper[5] und Plate[6]; als knorpelartige Stränge hinter dem Cerebralganglion, die an den Seiten herunterziehen und als Stützorgane und Ansatzpunkte für Muskeln dienen bei *Proneomenia vagans* von Kowalevsky und Marion[7] u. a. a. O.

Ich habe zur Untersuchung ausschließlich die Subradularknorpel verschiedener Mollusken aus der Reihe der Opisthobranchier (*Aplysia*). Prosobranchier (*Pterotrachea, Paludina, Ampullaria, Buccinum, Murex, Patella, Haliotis*), Pulmonaten (*Helix, Limnaea, Planorbis*) und Amphineuren (*Chiton*) gewählt.

Auf den ersten Anblick und selbst bei näherer Betrachtung bieten viele dieser »Knorpel« ein sehr chordaähnliches Aussehen; man ist daher geneigt, sie, ähnlich wie das zellig-blasige Gewebe, zum chordoiden Stützgewebe zu rechnen. Dies ist in der Tat von vielen Seiten geschehen, worüber ich auf den geschichtlichen Teil verweise. Ich selbst habe in meiner vorläufigen Mitteilung[8] das Gewebe des Radulaträgers bei *Pterotrachea, Aplysia* usw. dorthin gerechnet, wie ich nun glaube mit Unrecht.

Ein solcher Irrtum wird aber begreiflich, wenn man bedenkt, daß bei diesen Formen einerseits die Zellen an Größe die Chordazellen erreichen, ja übertreffen können, während die Scheidewände zwischen den Zellen von äußerster Zartheit sind, anderseits in manchen Fällen, wie z. B. gerade bei *Aplysia*, dann aber auch bei *Helix*, *Limnaea* u. A. die blasigen Zellen innerhalb der, durch eine eigne Umhüllung wohlabgegrenzten Radulastützen teilweise durch ein artfremdes Gewebe, nämlich Muskelfasern so auseinandergedrängt werden, daß manche als isolierte Blasen zwischen den Muskelfasern liegen. Wie noch gezeigt werden soll, tritt uns dieses Verhalten auch bei andern chondroiden Stützsubstanzen entgegen. Entscheidend für die Frage der Zuweisung dieses Gewebes zum chordoiden oder chondroiden Typus kann nur der Umstand sein, ob die blasigen Zellen sich als ringsum durch eigne Wandung geschlossene Bildungen isolieren lassen oder nicht. Von Bedeutung für diese Entscheidung scheint mir aber auch, daß man bei Betrachtung einer größeren Anzahl von Formen die zarten Zellscheidewände dieses Gewebes durch ganz allmähliche Zwischenstufen mit unverkennbarer Intercellularsubstanz übergehen sieht in Formen, die durch eine reichliche Zwischensubstanz schon ganz knorpelartig erscheinen; mit andern Worten: wir werden sehen, daß auch bei den Gastropoden ein und dasselbe Organ, der Radulaträger, aus verschiedenartigen Gewebeformen gebildet werden kann.

---

[1] Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. Sc. Nat. Zool. S. 4. T. VI. 1856. p. 254.

[2] Sur l'anatomie microscopique du Dentale. Arch. Zool. expérim. et gén. (2) VII. 1889.

[3] Sur le genre Chaetoderma. Ebendort (3) IX. 1901. p. 272.

[4] Müllers Archiv. 1854. S. 140.

[5] Über Schneckenaugen vom Wirbeltiertypus nebst Bemerkungen über einige andre histologische Eigentümlichkeiten verschiedener Cephalophoren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877. S. 122.

[6] Zool. Jahrb. Bd. VII. 1894. Abt. f. Anat. S. 144.

[7] Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille. T. III. Mém. Nr. 1. 1889. Taf. IV, Fig. 11 und 12.

[8] Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 467.

Der Grad dieser Verschiedenartigkeit kann zwar ein sehr geringer sein, er bedingt aber doch fast für jede Art einen eignen Typus des Stützgewebes. Die extremen Formen hingegen sind so verschieden, daß man sie als ganz verschiedene Gewebe betrachten muß.

Bei *Aplysia punctata* ist der Radulaträger vorwiegend muskulöser Natur; nur die innere und mittlere Partie jeder Hälfte nehmen, wie schon Semper[1] beschrieben hat »Knorpelzellen«, d. h. blasige Stützzellen ein, welche teils unmittelbar aneinanderstoßen, teils von durchziehenden Muskelfasern auseinandergehalten werden. Nur an einer Stelle reichen sie, wie ich an meinen Querschnitten, abweichend von Semper sehe, in geschlossenem Zuge bis an die Oberfläche des Bulbus.

Die scharfbegrenzten Zellblasen sind durch sehr ungleiche Größe ausgezeichnet, indem die kleinsten nur Durchmesser von 10—12 μ, die größten solche bis zu 66 μ, ovale Formen 100 × 66 μ erreichen können. Wo diese Zellen ohne weiteres aneinandergrenzen (Fig. 1 *m*), das Gewebe also rein vorkommt, bietet es mit seinen vorwiegend runden Blasen verschiedenster Größe förmlich ein schaumiges Ansehen. Die einzelnen Zellen werden von ziemlich starren, wie cuticularen, aber dünnsten Scheidewänden getrennt, welche nirgends eine Zusammensetzung aus zwei aneinanderliegenden Zellmembranen erkennen lassen, sondern einheitlich erscheinen.

---

[1] Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858. S. 271.

Wo Zellen einzeln zwischen den Muskelfasern liegen, sind sie durch eine deutliche Membran, die besonders an den kleinsten Formen ziemlich dick erscheinen kann, gegen diese abgeschlossen.

Jede Zelle besitzt einen stark färbbaren, sehr kleinen rundlichen Kern, der wie nackt der Scheidewand dicht anzuliegen scheint. Manchmal finden sich zwei Kerne oder einer von hantelförmiger Gestalt. Außer dem Kern scheint ein färbbarer Zellinhalt nicht vorhanden zu sein, die Blasen sehen wie leer aus; nur unter günstigen Umständen kann man von der Umgebung des Kernes nicht färbbare, glatte Fäden ausgehen sehen, die an die Scheidewände ziehen und ein weitmaschiges Plastinnetz bilden. Mehr war an meinem nur in Alkohol fixierten Material über den Bau der Zellen nicht zu erkennen. Dieser dürfte jedoch nach andern Erfahrungen zu urteilen, viel verwickelter sein.

Bei *Limnaea stagnalis* ist der Anteil, welchen die Muskelfasern und die blasigen Zellen am Aufbau der Radulastützen nehmen, ziemlich gleich. Die Muskelfasern durchziehen am Querschnitt die zwei symmetrischen halbmondförmig gegeneinander gekrümmten Skeletstücke, wenigstens im vorderen Abschnitte, radiär von der äußeren Umhüllung zur inneren und lassen weitere und schmälere Zwischenräume frei, die von den blasigen Stützzellen eingenommen werden.

Diese sind ebenfalls von sehr ungleicher Größe, aber im Gegensatz zu *Aplysia*, von ausgesprochen polyedrischer Form, in dem die Scheidewände benachbarter Zellen stets unter sehr scharfen Winkeln aufeinanderstoßen; so kommt es nicht zu abrundenden Zwickelbildungen und die Scheidewände machen in ihrer Gesamtheit den Eindruck eines einfachen, stützenden Fachwerkes, was schon LEYDIG[1] aufgefallen ist. Im frischen Zustande sind Scheidewände und Zellinhalt so durchsichtig, daß man sie zwischen den stärker lichtbrechenden Muskelfasern kaum wahrnehmen kann. Nach Fixierung in $^1/_2\%$iger Osmiumsäure lassen sich die Scheidewände deutlich mit Hämalaun färben, so daß sie im optischen Durchschnitt dunkelblau, von der Fläche gesehen rauchblau erscheinen.

Die Kerne können schön bläschenförmige Gestalt und ein deutliches Kernkörperchen aufweisen oder ein mehr pyknotisches Aussehen zeigen, wie bei *Aplysia*. Sie liegen teils an der Wand, teils im Innern der Blase und sind von einem deutlichen Protoplasmarest umgeben, der durch Fäden mit der Wand in Verbindung steht.

---

[1] Zelle und Gewebe. Bonn 1885. S. 52f.

20% Salpetersäure bringt die chordoiden Stützzellen des Mantelgewebes bis zur Unkenntlichkeit zum Schrumpfen, während die chondroiden des Radulaträgers gut erhalten bleiben.

Das Stützgewebe der Radula bei *Helix pomatia* wurde eingehend von Loisel[1] untersucht; ich kann mich daher in der Beschreibung auf jene Punkte beschränken, in denen ich zu abweichenden Anschauungen gekommen bin.

Nach Loisel gleichen die Zellen von *Helix* vollkommen denen im Sesamknoten der Achillessehne vom Frosch. Dies ist nun nicht zutreffend und kann auch aus der Beschreibung, die Loisel von den blasigen Stützzellen bei *Helix* ganz richtig gibt, nicht gefolgert werden, so daß ich nur annehmen kann, Loisel hat die Zellen beim Frosch nicht aus eigner Anschauung gekannt. Betreffs dieser sei auf ein folgendes Kapitel verwiesen.

Bei *Helix* erscheinen die Zellen am fixierten ($^1/_2$% Osmiumsäure) Objekt als größere und kleinere, fast leere Blasen, welche sich gegenseitig scharf durch membranartige Scheidewände abgrenzen. Wo die Zellen voll von der Osmiumsäure getroffen sind, färben sich ihre scheinbaren Membranen oder Scheidewände leicht rauchgrau. Die Mitte nimmt meist ein kugeliger Kern ein, der oft Zeichen der Amitose zeigt, manchmal auch doppelt angetroffen wird, was Loisel ebenfalls schon erwähnt. In der Nähe des Kernes findet sich ein blasses Protoplasmaklümpchen, welches — wie ich im Gegensatze zur Angabe Loisels finde — stets wenige Fettröpfchen enthält und von dem manchmal noch feine Fäden an die Peripherie ziehen.

Zerzupft man ein in Osmiumsäure fixiertes Stückchen der Radula-Stütze sorgfältig unter der Lupe, so kann man sich mit Sicherheit überzeugen, daß die Kerne mit dem anhaftenden, ausgefransten Protoplasmarest leicht isoliert werden und massenhaft im Präparat herumschwimmen. Niemals isoliert man aber, was Loisel auch betont, eine Zelle mit einer oberflächlichen Membran oder Kapsel. Dagegen sieht man da und dort leere Nischen eines ungemein dünnwandigen Fachwerkes.

Die Alveolenwände sind selbst in Wasser von der Fläche nur dort sichtbar, wo sie von der Osmiumsäure gefärbt wurden; sonst entziehen sich die dünnen, schwach lichtbrechenden Häutchen der Wahrnehmung. Dagegen treten sie im Profil gesehen deutlich hervor. In manchen Nischen kann man noch die Zellen liegen sehen, andre erscheinen ganz leer und lassen die an einer Seite zerrissene Wandung deutlich erkennen. Es kann somit kein Zweifel sein, daß das intercelluläre Fachwerk bei *Helix* ein einfaches ist und man daher nicht, wie Loisel dies tut, von einer Abgrenzung der Zellen durch ein verdichtetes Exoplasma sprechen kann, das ja jeder Zelle für sich zukommen müßte.

---

[1] Les cartilages linguaux des Mollusques (structure et développement histogènique). Thèse de Paris. 1893. p. 11f.

Es scheint sich eben auch hier um vom ersten Anfang an einfache, stets zwei benachbarten Zellen gemeinsame Scheidewände, also um eine minimale Menge von Intercellularsubstanz zu handeln, wie ich dies für die erste Entstehung der Knorpelgrundsubstanz bei *Ammocoetes* nachgewiesen habe[1] und nicht um die Verschmelzung ursprünglich getrennter Exoplasmen.

Der Beweis hierfür kann allerdings nur durch das Studium der Ontogenese erbracht werden. Nun hat aber Loisel[2] selbst von der Radulastütze der *Limnaea stagnalis*, die mit der von *Helix pomatia* große Ähnlichkeit besitzt, nachgewiesen, daß die protoplasmatischen Elemente, welche zu blasigen Stützzellen werden, ursprünglich ein Syncytium darstellen, »noyaux disséminés dans une masse de protoplasma«, ganz ähnlich, wie Strasser[3] und Stöhr[4] es bei der Entstehung des Amphibienknorpels und ich es von der ersten Anlage der Knorpelstäbchen in der Schwanzflosse von *Ammocoetes* beschrieben haben.

Die von Loisel in manchen Fällen beschriebene und in Fig. 14 dargestellte verdickte Membran einzelner Zellen ist nichts andres, als eine größere Menge dieser Interzellularsubstanz, wie wir sie bei einer ganzen Reihe andrer Schnecken finden werden.

Was endlich die Behauptung Loisels betrifft, daß die Zellen bei *Helix* stets des Glykogens entbehren, so möchte ich sie nach Beobachtungen an andern Gastropoden nicht als erwiesen annehmen. Glykogen scheint in den blasigen Stützzellen nur zu gewissen Zeiten aufzutreten, so daß einem positiven Befunde mehr Wert beizulegen ist, als einer Reihe von negativen. Sollte sich aber die Angabe Loisels durch weitere Untersuchungen als richtig herausstellen, dann käme diesem Mangel an Glykogen eine wesentliche Bedeutung für die Auffassung des Gewebes zu.

Bei *Planorbis corneus* enthält der Hauptkörper der ziemlich mächtigen Radulastützen nur mehr spärliche, das Skeletstück meist quer durchziehende Muskelfasern, so daß das blasige Stützgewebe ziemlich rein in den Vordergrund tritt. Im hinteren Abschnitt springt an der Außenseite jeder Radulastütze ein rundlicher Höcker vor, dessen Basis durch senkrecht verlaufende Fasern eine gewisse Abgrenzung vom Hauptstück erfährt, so daß es den Anschein hat, als ob hier der Rest oder Beginn eines Seitenknorpels vorläge. Reichlicher finden sich dann Muskelfasern, auch längsverlaufende aboral von diesem Vorsprung; zwei schmale, nach oben die Zungenpapille umfassende Fortsätze bestehen sogar vorwiegend aus Muskelfasern mit kleineren blasigen Zellen dazwischen.

---

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901. S. 121.

[2] l. c. p. 34 und Fig. 18.

[3] Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879.

[4] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIII. 1879. Bd. XXXVI. 1882. S. 71.

Im Hauptkörper sind die blasigen Zellen, ähnlich wie bei *Aplysia* durch auffallende Größenunterschiede ausgezeichnet. Neben Zellen von 10—12 μ Durchmesser finden sich solche von länglicher Form, die Durchmesser bis zu 156 × 88 μ erreichen.

Auch die Kerne dieser Zellen können ganz besondere Größen aufweisen; ich konnte an runden Durchmesser von 24 μ, an länglichen solche bis zu 35 μ feststellen. Daneben finden sich aber vorwiegend Kerne kleineren Kalibers. Der Inhalt der Zellen erscheint an Objekten aus Formalin als eine feinkörnige Masse, welche sich chromophob verhält, sich auch mit Jod nicht färbt. Die scharf hervortretenden Scheidewände der Zellen nehmen bei Doppelfärbung mit Hämalaun-Eosin eher eine leicht bläuliche Färbung an, zeigen aber keine Spur von Basophilie.

Zerzupft man in Osmiumsäure ($^1/_{10}$%) gehärtetes Gewebe sorgfältig mit Nadeln, so lassen sich Teile der Alveolenwände als dünnhäutiges Fachwerk, niemals jedoch ringsum geschlossene blasige Zellen isolieren. Ein wesentlich andres Verhalten zeigen die sogenannten Lippenknorpel von Planorbis (Fig. 4).

Ihre Zellen sind auf das Innigste mit Muskelfasern vermengt und bilden nirgends größere, zusammenhängende Gruppen für sich. Viele einzelne Zellen, stets aber jede Gruppe von drei bis vier Zellen steht an einer oder mehreren Stellen ihres Umfanges mit einer Muskelfaser in Berührung, so daß am Durchschnitt ein ähnliches Bild entsteht, wie beim Sesamknoten in der Achillessehne des Frosches an gewissen Stellen, nur daß hier an Stelle der Muskelfasern Bindegewebsbündel eingeschlossen sind.

Die Zellen selbst sind kleiner, als in den bisher besprochenen Fällen und ihr blasiger Charakter viel weniger ausgesprochen, indem sich ihr ganzer Inhalt an Schnitten aus Formalin mit Eosin gleichmäßig blaßrot färbt (Fig. 4 *BZ*).

Die gegenseitige Abgrenzung der Zellen erfolgt durch feinste, ebenfalls mit Eosin färbbare Scheidewände (*i*), die nirgends den Charakter gesonderter Zellmembranen erkennen lassen. Die Übereinstimmung dieser intercellulären Scheidewände mit dem Zellprotoplasma geht ferner auch aus ihrem Verhalten gegen Pikrofuchsin hervor, mit dem sie sich nicht, wie z. B. bei *Helix pom.* rot, sondern gelblich, wie der Zelleib färben.

Dieser erscheint nicht durchaus homogen, sondern zeigt außerhalb des Kernes meist noch einen rundlichen Rest körnigen Protoplasmas, der ganz unmerklich in die übrige homogene Zellmasse übergeht.

Das geschilderte Verhalten dieses Gewebes erinnert an das Vorknorpelstadium der Schwanzflossenstrahlen bei *Ammocoetes*[1]; auch dort ist die erste Grundsubstanz, die auftritt, in Gestalt zarter, einfacher Scheidewände zwischen den Zellen nachzuweisen und auch dort verhalten sich diese prochondralen Scheidewände färberisch, wie der Protoplasmakörper. Das chondroide Stützgewebe in den Lippen von *Planorbis corneus* stellt demnach eine sehr primitive Form dar und kann gleichsam als ein fixiertes, ontogenetisches Frühstadium des höherstehenden Gewebes in den Radulastützen aufgefaßt werden.

Bei *Pterotrachea mutica* tritt uns zuerst eine von Muskelfasern vollkommen freie, ausschließlich aus blasigen Stützzellen gebildete Radulastütze entgegen. Sie besteht aus zwei, am Querschnitt (Fig. 5) sichelförmigen, mit verdicktem oberen Rande versehenen Skeletstücken, die mit ihren einander zugewendeten Concavitäten den Schlundkopf umfassen.

Unterhalb dieser Radulastützen finden sich noch zwei symmetrisch gebogene Platten, welche aus einer einzigen Reihe der großblasigen Zellen bestehen, ähnlich, wie dies SEMPER[2] vom Zungenknorpel bei *Janthina bicolor* beschrieben hat. Diese Skeletstücke lassen sich unter der Lupe leicht herauspräparieren und schon bei dieser (zehnfachen) Vergrößerung ihre blasig-zellige Zusammensetzung erkennen.

Die Zellen können Durchmesser von über 200 μ erreichen. Ihr Inhalt ist eine vollkommen klare Flüssigkeit, die durch ihren Turgordruck die dünnen Scheidewände, welche die Zellen voneinander abgrenzen, gespannt erhält. An fixierten Objekten findet man diese Scheidewände oft in Falten gelegt, entspannt (Fig. 5 *M'*).

---

[1] Vgl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXX. 1901. S. 121.

[2] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858. S. 273. — Vgl. auch die Bemerkung von SIMROTH in BRONNS Kl. u. O. Bd. III. Leipzig 1899. S. 483 und die Abbildung 11, Taf. XXXII.

Am Schnitt erscheinen sie glänzend, anscheinend homogen; eine deutliche Längsstreifung, wie sie Boll[1] an den Scheidewänden bei *Pterotrachea coronata* beschrieben und als Ausdruck verschmolzener Membranen gedeutet hat, konnte ich nicht wahrnehmen. Dagegen erscheinen diese Membranen an ihren, dem Zellinnern zugewendeten Flächen von einer außerordentlich dünnen, feinwabigen Protoplasmalage bedeckt, die wahrscheinlich nichts andres ist, als die oberflächliche Begrenzung, eine Art Crusta der großen Zelle. Wo diese den wandständigen Kern einschließt, der im Profil gesehen, hügelartig in das Innere vorspringt, nimmt sie an Masse zu und zeigt hier am fixierten Objekt eine grobnetzige Struktur. Diese so sehr Chordazellen ähnlichen Blasen werden von einer faserigen Hülle (Fig. 5 *F*) umschlossen, mit der sie aber so wenig fest zusammenhängen, daß sich beide am Schnitt durch das fixierte Objekt oft voneinander trennen (Fig. 5 *F'*).

Trotz aller Ähnlichkeit mit der Chorda lassen sich jedoch diese Zellen, auch nach Anwendung von Macerationsmitteln nicht isolieren. Ihre Scheidewände sind, wie schon Boll behauptet hat einfach; wo drei derselben in rein senkrecht getroffenem Zwickel (Fig. 5 *Z*) zusammentreffen, hat es den Anschein, als ob dieser Zwickel von einer etwas anders färbbaren Substanz ausgefüllt würde.

Daß dieses Gewebe nicht als Knorpel bezeichnet werden kann, ist einleuchtend; wohl aber stellt es einen eigentümlichen Typus des chondroiden Stützgewebes dar, welche smorphologisch und mechanisch-funktionell dem chordoiden noch sehr nahe steht und als Übergangstypus zwischen beiden Formen betrachtet werden kann.

Bei *Paludina vivipara* ist die Radulastütze ebenfalls frei von Muskelfasern, allerdings bis auf eine Stelle. Der obere, nach außen gebogene Rand der medianen Platten des Radulaträgers verwächst ungefähr in der Mitte des letzteren mit dem oberen Rande zweier seitlicher Platten, so daß zwischen beiden eine tiefe Rinne entsteht, die von unten her eingreift und nach vorn sich öffnet, während sie nach hinten zu durch gänzliche Verschmelzung der beiden Platten zu einem massigen, am Querschnitt fast viereckigen Skeletstücke verstreicht. Die seitlichen Platten reichen als selbständige Gebilde eine Strecke weit von der Vereinigungsstelle, parallel zu den mittleren ziehend, nach vorn, so daß es an Querschnitten durch diesen vorderen Teil den Anschein hat, als ob jederseits zwei Skeletstücke vorhanden wären, während weiter rückwärts nur je eines angetroffen wird. Daraus erklärt sich auch die Verschiedenheit in den Angaben der ersten Beobachter Lebert[1], der nur zwei Zungenknorpel angab und Moquin-Tandon[2], welcher vier Stücke gefunden haben will, wozu Claparède[3] bemerkt, daß letzterer wahrscheinlich Recht hat.

---

[1] Arch. f. mikr. Anat. Suppl. Bonn 1869. S. 12.

Diese geschilderte tiefe Spalte zwischen den Skeletstücken jeder Seite wird nun von Muskeln erfüllt, welche an der Vereinigungsstelle auch zwischen die blasigen Zellen eindringen.

Diese zeigen gegenüber denen bei *Aplysia* und Pulmonaten beschriebenen eine mehr gleichmäßige Größe; in der Mitte der Skeletstücke erreichen sie 50—70 μ im längsten Durchmesser. Gegen die Oberfläche der Skeletstücke nehmen die Zellen an Größe ab, bis herunter zu ganz flachen, protoplasmatischen Formen. Bringt man ein Stückchen des in Formalin fixierten und durch Einstich mit einer Lanzennadel aus dem sagittal halbierten Kopfteil herausgehobenen Gewebes, unter das Mikroskop, so wird man von der Ähnlichkeit mit einer Chordagallerte überrascht sein.

Die membranösen Scheidewände zwischen den Zellen machen einen derben Eindruck und sind gegenüber den bisher besprochenen Formen von meßbarer Dicke, die 2—3 μ beträgt.

Diese Scheidewände stoßen im allgemeinen ohne besondere Zwickelbildung aufeinander, so daß vielfach scharf ausgesprochene polyedrische Zellformen entstehen (Fig. 6 *m*); eine bestimmte, architektonische Anordnung der Scheidewände macht sich nur insofern bemerkbar, daß an den Querschnitten durch die Skeletstücke die verlängerten Zellen vorwiegend radiär zur Oberfläche gestellt erscheinen, so daß ihre seitlichen Wände den Eindruck ebenso gestellter, das ganze Skeletstück durchsetzender dünner Balken machen. Dagegen fällt hier zum ersten Male, wenn auch noch vereinzelt in der Mitte des Radulaträgers eine Bildung von Zwickeln auf, die besonders nach Färbung mit Hämalaun oder Delafields Hämatoxylingemisch als stark gefärbte Stellen hervortreten (Fig. 7 *ZW*) und bei näherer Betrachtung fast stets eine Zelle auf dem Wege der Umwandlung in Grundsubstanz oder einen mehr oder minder deutlich erkennbaren Zellrest enthalten.

---

[1] Müllers Archiv 1846. S. 456.

[2] Histoire naturelle des mollusques fluviatiles et terrestres de France. 1855. S. 39. Taf. XL. Fig. 9, 10.

[3] Müllers Archiv. 1857. S. 150.

Dieser Befund zeigt auf das Deutlichste, daß dieses Gewebe nicht mehr einfach als blasiges Stützgewebe betrachtet werden kann. Diese Umwandlung ganzer Zellen in Grund- oder Intercellularsubstanz konnte bisher nur bei echtem Knorpelgewebe nachgewiesen werden und spricht, zusammen mit andern noch zu besprechenden Eigentümlichkeiten des Stützgewebes bei *Paludina*, dafür, daß wir hier einen Übergang des typischen, chondroiden Stützgewebes der früher besprochenen Formen in ein ganz knorpelähnliches vor uns haben.

Das interzelluläre Fachwerk läßt hier nämlich auch eine Zusammensetzung aus feinen, die blasigen Zellen umschließenden Membranen oder Kapseln und einer, allerdings sehr spärlichen Zwischensubstanz, welche die ersteren verbindet, erkennen. An Schnitten allein wäre dieses Verhalten wohl kaum mit Sicherheit festzustellen, da bei der immerhin noch sehr geringen Dicke der Scheidewände und ihrem starken Lichtbrechungsvermögen die Verwechslung einer Lichtlinie mit einer Mittellamelle nicht ausgeschlossen wäre. Behandelt man aber das frische Gewebe mit 20%iger Salpetersäure, welche an den Scheidewänden nur eine leichte Quellung hervorruft, das in mancher Beziehung recht ähnliche chordoide Stützgewebe des Tieres aber bis zur Unkenntlichkeit verändert, so färben sich mit Hämalaun die Zellmembranen tief blau, während zwischen ihnen eine farblose Kittsubstanz (Fig. 7 *I*) (interkapsuläre Substanz) deutlich hervortritt. An Schnitten ist die Färbbarkeit der Scheidewände je nach Fixierung und Dauer der Färbung verschieden. An Formalinobjekten färben sich die Scheidewände mit Pikrofuchsin stark rot; bei längerer Doppelfärbung mit Delafields Hämatoxylingemisch-Eosin scheinen die Membranen oder Kapseln mehr blau, die Zwischensubstanz rötlich hervorzutreten; Thionin und Safranin in stark verdünnten Lösungen läßt sie ungefärbt. Dagegen bewirken diese Farbstoffe eine schöne metachromatische Färbung der Scheidewände an Material aus Alkohol oder $^1/_2$%iger Osmiumsäure; an solchen nehmen sie auch mit Hämalaun, besonders aber mit Delafields Gemisch eine starke Färbung an. Diese tritt am kräftigsten hervor, wenn man Schnitte aus Osmiumsäure nach der Vorfärbung mit Hämatoxylin-Tonerde mit Orange-G nachfärbt (je nach der Stärke der Vorfärbung 5—30 Min.), wobei der Zellinhalt eine leicht gelbe Färbung behält, von der sich die dunkelblaugrauen Scheidewände ungemein plastisch abheben.

An solchen Präparaten kann man sich auch überzeugen, daß die Kerne der Zellen faßt alle wandständig sind, während man an gewöhnlich mit Hämalaun-Eosin gefärbtem Formalinmaterial eher den täuschenden Eindruck mittelständiger Kerne erhält, da man die Scheidewände wegen ihrer vollkommenen Farblosigkeit von der Fläche nicht wahrnehmen kann. Die Kerne sind stark färbbar und oft sehr unregelmäßig gestaltet; bald biskuitförmig oder gelappt, bald wie durch ebene Teilungsflächen, die als helle Linien erscheinen, segmentiert. Manchmal kommen auch zwei bis drei eng aneinanderliegende, dann stets kleinere Kerne vor.

Von diesen Kernen aus geht ein nur schwer wahrnehmbares, weitmaschiges, feinfädiges Netzwerk, welches bis an die Membran reicht. In der Nähe des Kernes finden sich meist einige Pigmentkörnchen. Der übrige Zellinhalt erscheint am Formalinmaterial farblos und auch nicht färbbar.

Auch Osmiumsäure färbt ihn nicht, bringt ihn aber zur Gerinnung, so daß er glasartig erstarrt und dann mit Cochenillealaun eine leichte Färbung annimmt.

Zerzupft man ein so vorbehandeltes Gewebestückchen, so fallen diese gefärbten Inhaltskörper leicht heraus, während die zerrissenen Scheidewände stets nur Bruchstücke eines zusammenhängenden Wabenwerkes darstellen. Untersucht man Schnitte nach Osmiumfixierung in Wasser, so zeigt der Zellinhalt eine gleichmäßige feinkörnige Beschaffenheit bis an die Zellmembran; darauf scheint die auffällige Erscheinung zu beruhen, daß selbst an dünnen Schnitten im auffallenden Lichte das Stützgewebe der Radula fast milchweiß erscheint. Behandelt man einen solchen Schnitt mit Lugolscher Lösung, so färbt sich der Zellinhalt intensiv, aber nicht in allen Zellen gleichstark braun, so daß am Durchschnitt ein zierliches Mosaik von tief- bis hellbraunen Polygonen entsteht. Dieselbe charakteristische starke Braunfärbung zeigt Material aus starkem Alkohol. Einige, meist in der Mitte des massigen Skeletstückes gelegene Zellen zeigen aber grobe Schollen, Klumpen oder Tropfen stark braungefärbt auf farblosem Grunde. Beim Erwärmen verblaßt die Färbung, um beim Erkalten wiederzukehren. Es handelt sich hier offenbar um einen eigentümlichen Glykogengehalt der Zellen.

Innerhalb mancher Zellen findet man auch an in Lack eingeschlossenen, mit Eosin gefärbten Schnitten kleinere oder größere, stets aber spärliche homogene, rot gefärbte Kügelchen, die ich nach andern Erfahrungen für Ehrlichs Trägersubstanz von Glykogen halten muß.

Es war für mich von besonderem Interesse, mit der Radulastütze von *Paludina* die einer nahe verwandten, aber durch besondere Größe ausgezeichneten Form, nämlich von *Ampullaria Wernei* vergleichen können[1]. Die bei *Paludina* nur angedeutete knorpelartige Beschaffenheit des Gewebes trat hier infolge der Massigkeit des Objektes viel klarer zutage. Schon makroskopisch boten die Skeletstücke ein vollkommen hyalinknorpeliges Aussehen dar, indem sie milchweis, in dünnen Schichten fast durchsichtig erschienen.

Die äußere Form dieser Skeletstücke, von denen ich in Fig. 8 eine fraktionierte Querschnittsreihe abgebildet habe, entspricht im wesentlichen zwei Keilen, deren scharfe Schneiden (am kontrahierten Bulbus) in der Mittellinie übereinander geschoben sind, während der nach außen gewendete Keilrücken eine abgerundete Form besitzt. An der unteren Keilfläche, nahe ihrem äußeren Rande (Fig. 8, 3 *VM*) inserieren mächtige Muskelbündel; noch weiter aboral zieht sich die untere äußere Kante in Form einer abgerundeten Leiste (*L*) von Knorpelgewebe aus, die unter allmählicher Größenabnahme der Keile nach hinten zu endlich in zwei abgerundete, am Querschnitte unregelmäßig ovale Enden (*HK*) auslaufen. Die nach vorn zu ausstrahlenden dorsalen Muskelzüge (*DM*), welche die abgerundete obere Kante des Keilrückens bedecken, verlieren sich ebenfalls in ein Gewebe von knorpelartiger Konsistenz (*BS*), welches den primitiveren Typus bis herunter zum blasigen Stützgewebe zeigt.

Die Länge der knorpeligen Hauptstücke beträgt etwa 8 mm, ihre Höhe 3,5 mm, ihre Breite 6 mm, am Querschnitt durch die Mitte des Bulbus gemessen.

Was nun den feineren Bau dieser Skeletstücke anbelangt, so bestehen sie, an dünnen Durchschnitten untersucht, aus auffallend großen, polyedrischen Zellen, welche bei schwacher Vergrößerung betrachtet fast leer erscheinen und daher mehr den Eindruck von Lücken machen (vgl. Fig. 9, die untere Hälfte). Gegen die Peripherie werden die Zellen kleiner und nehmen mehr rundliche oder nahe der Oberfläche, spindelförmige Gestalt an. Zwischen den Zellen befindet sich eine Grundsubstanz in Form dünner und dickerer Scheidewände, die stellenweise — und zwar viel häufiger als bei *Paludina* — durch beträchtliche Zwickelbildungen verbreitert erscheinen (Fig. 9 *ZW*). An der Oberfläche bildet diese Grundsubstanz eine dickere, das ganze Skeletstück wie eine Rinde umschließende Lage, die nur dort fehlt, wo Muskeln inserieren.

---

[1] Ich verdanke dieses wertvolle Untersuchungsmaterial der Güte des Herrn Professors Dr. F. Werner, welcher von einer mit Unterstützung der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien aus dem Legate Wedl in den Sudan unternommenen zoologischen Forschungsreise eine Anzahl lebender Ampullarien mitgebracht hat.

Wo die Zellen am größten sind, machen die Scheidewände zwischen ihnen an Durchschnitten weniger den Eindruck einer Grundsubstanz, als den eines Balken- oder Faserwerkes, etwa wie es das Netz mancher Säugetiere an einzelnen Stellen zeigt. Dieses Bild war an andern Objekten schon den ersten Beobachtern bekannt und hat sie verleitet, das Gewebe nicht als »Knorpel«, sondern als knorpelähnliche Fasermasse zu bezeichnen.

Um so auffallender treten in dieses dünnbalkige Netzwerk eingeschaltet die mächtigen Grundsubstanzzwickel und einzelne stärkere Balken (Fig. 9 *r*) hervor. Letztere zeigen am Querschnitt durch die Skeletstücke eine tektonische Anordnung, die schon sehr an das ähnliche Gefüge des weichen Cyclostomenknorpels erinnert. Diese Stützbalken durchziehen in größeren Abständen in vorwiegend radiärer Anordnung, d. h. senkrecht zur Oberfläche die ganze Dicke des Knorpels, was besonders deutlich an den keilschneidenartigen medianen Rändern der Skeletstücke ausgeprägt ist. Zwischen zwei solchen Stützbalken lösen sich ihre Abzweigungen in immer dünnere Bälkchen auf und zwar so, daß Zellgruppen von zwei bis vier und mehr von stärkeren Wänden abgegrenzt werden, während innerhalb einer solchen Gruppe die Scheidewände gleichmäßig dünn sind.

Die langen radiären Grundsubstanzbalken erweisen sich deutlich als positiv einachsig doppelbrechend in bezug auf ihre Längsachse; in Wasser oder Alkohol untersucht zeigen sie eine feine, sehr dichte und gleichmäßige Fibrillierung. Außerdem findet man aber bei der Untersuchung der ungefärbten Schnitte in Alkohol noch stark glänzende, verästelte Fasern, die wie elastische aussehen, und ganz unregelmäßig die Balken und stärkeren Zwickel zu durchsetzen scheinen. Es gelingt jedoch nicht, diese Fasern mit saurem Orcein oder Resorcin-Fuchsin zu färben, so daß es sich nicht um elastische handeln kann. Sie verschwinden aber auch nicht, wenn man die Schnitte mit Wasser behandelt, so daß es sich auch nicht um sogenannte Pseudostrukturen, Stauchungslinien infolge von Schrumpfung handeln kann.

Wie die genauere Untersuchung lehrte, handelte es sich hier vielmehr um durch die Grundsubstanzbalken durchschimmernde Plastinfasern großer, anliegender Zellhöhlen, auf die ich gleich zu sprechen komme.

Durch Kochen im Wasser unter erhöhtem Druck geht das Gewebe des Radulaträgers in Lösung, bis auf geringe Reste, die sich meist als Zellkerne erwiesen.

Es wurden zwei Kochversuche angestellt. In beiden wurde das knorpelartige Gewebe gut von den anhaftenden Muskeln befreit, mehrere Tage lang in wiederholt gewechseltem destillierten Wasser ausgewaschen und dann mit wenig Wasser in ein Glasröhrchen eingeschmolzen. Im ersten Falle wurde dieses im Trockenschranke auf 115° erwärmt. Nach 2 Stunden war der Radulaträger zu einer klaren Flüssigkeit gelöst, die aber auch bei Abkühlung auf 4° nicht gelatinierte, wohl aber etwas schwerflüssiger wurde. Im zweiten Falle wurde das Röhrchen im Wasserbade gekocht. Bei 80° schrumpfte das Knorpelstück zusammen, ähnlich wie eine Sehne, die man in kochendes Wasser taucht. Nach zweistündigem Kochen in Wasser, also bei 100° begann sich das Stück zu lösen und war nach einer weiteren Stunde gelöst. Auch in diesem Falle zeigte die Lösung beim Erkalten keine Gallertbildung.

Dieses Ergebnis steht in Übereinstimmung mit den Erfahrungen von J. Müller[1], Lebert und Robin[2], Forster[3] und Halliburton[4], welche aus dem »Knorpel« von *Sepia* ebenfalls keinen gelatinierenden Leim erhalten konnten, während andre Autoren entgegengesetzte Angaben machen, worauf ich noch zurückkomme.

Was nun den Inhalt der Zellräume anlangt, so bietet er an den in Formalin fixierten Schnitten folgendes Verhalten: Ein kleiner, oft hantelförmiger, manchmal auch doppelter Kern von geschrumpftem Aussehen liegt in der Regel der Zellwand dicht an und von seiner spärlichen protoplasmatischen Umhüllung gehen ziemlich dicke, starre Fäden aus, die ein weitmaschiges, durch riesige Vacuolen stark an die Wand gedrücktes oder auf einzelne, den Zellraum durchspannende Fäden reduziertes Netzwerk bilden. Ein dünner Protoplasmabelag überzieht die ganze Wandung der Zellhöhle und kann durch seine Färbbarkeit mit Delafields Hämatoxylingemisch oder gewissen basischen Farben, dort wo er den Wandungen dicht anliegt eine Kapsel vortäuschen. Eine solche ist aber hier nicht nachweisbar; stets handelt es sich dort, wo es diesen Anschein hat, nur um eine dünnste Belegschicht von Protoplasma. Die Fäden des geschilderten, großlochigen, schwammigen Netzwerkes sind auffallend starr, glänzend, kaum färbbar, dagegen an vielen Zellen im Innern der Skeletstücke mit in Hämatoxylin färbbaren Körnchen besetzt.

---

[1] Mündliche Mitteilung an (wahrscheinlich) Lebert; vgl. Anm. 2.

[2] Kurze Notiz über allgemeine vergleichende Anatomie niederer Tiere. Müllers Arch. Jahrg. 1846. S. 129.

[3] Beitrag zur Kenntnis der Bindesubstanzen bei Avertebraten. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. S. 51—54.

[4] On the chemical composition of the Cartilage, occurring in certain invertebrate animals. Proc. R. Soc. London. Vol. XXXVIII. 1884/85. p. 75 und Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.) Vol. XXV. 1885. p. 173.

Die Spärlichkeit dieses Zellkörpers ist es, welche den meisten größeren Zellräumen bei schwacher Vergrößerung das Aussehen leerer Lücken verleiht. In den kleineren, peripheren Zellen füllt ein netzartiger Protoplasmakörper den ganzen Raum mehr oder weniger aus, auch nehmen die Kerne mehr bläschenförmige Gestalt an und liegen in der Mitte der Zelle. In den Lücken dieses Netzwerkes finde ich nun an ungefärbten, in Alkohol untersuchten Schnitten rundliche Tropfen oder auch unregelmäßig gestaltete stark oder schwächer glänzende Körper, welche in großer Anzahl durch das ganze Skeletstück, besonders dicht in den kleinen Zellen verstreut erscheinen. Diese Tropfen lösen sich nicht in Ammoniak, aber auch nicht in Wasser über Nacht; sie lassen sich ohne zu verschwinden in Nelkenöl aufhellen und erscheinen dann schwächer lichtbrechend als dieses. An gewöhnlich in Lack eingeschlossenen, mit Hämalaun-Eosin gefärbten Schnitten werden die meisten unsichtbar. Eine geringe Anzahl bleibt aber in Form schwach rosa gefärbter Kügelchen erhalten. Mit Lugolscher Lösung färben sie sich in kürzester Zeit tiefbraun, am stärksten im ganzen Schnitt. Diese Färbung verschwindet beim Erwärmen und kehrt beim Erkalten zurück. In Speichel lösen sich die Kügelchen nach wenigen Stunden. Es handelt sich hier also wieder zweifellos um Glykogen und zwar um eine der schwer löslichen Formen. Bemerkenswert ist, daß sich nicht alle Kügelchen mit Jod färben; eine Anzahl von ihnen und zwar gerade die schwächer lichtbrechenden bleiben ungefärbt, lassen sich aber dann mit Eosin färben, so daß man es hier wahrscheinlich mit Resten aufgelöster Glykogenkugeln in Form der sogenannten Trägersubstanz zu tun hat.

Neben diesen geschilderten Zellen, welche die überwiegende Mehrzahl bilden, kommen nun aber in viel ausgesprochenerer Weise, wie bei *Paludina*, wo sie gleichsam erst angedeutet waren, Zellen vor, welche Veränderungen zeigen, die mit der Entstehung der erwähnten Grundsubstanzzwickel in Zusammenhang gebracht werden müssen. Sie sind es vornehmlich, deren Netzwerk reich entwickelt, engmaschiger und mit basophilen Körnchen besetzt erscheint. Da diese Bilder bei *Haliotis* in noch ausgeprägterer Weise vorkommen, sollen sie erst dort näher besprochen werden. Nur sei hier noch erwähnt, daß manchmal durch Zusammenfließen mehrerer Zellen große Höhlen (über 200 μ im Durchmesser) in der Grundsubstanz entstehen, die von einem schleimartigen Gerinnsel mit großen Vacuolen, in dem mehrere Kerne verstreut sein können, ausgefüllt werden.

Sehr eigentümlich gestaltet sich nun das färberische Verhalten dieses Stützgewebes; es zeigt auch in dieser Hinsicht die bei *Paludina* erst angedeuteten Übergangserscheinungen zu einem wirklich knorpelähnlichen Gewebe stärker ausgeprägt, läßt sich aber immerhin noch scharf genug von Knorpel trennen.

Die Grundsubstanzbalken färben sich auch bei längerem Liegen in Hämalaun nur schwach, stark in DELAFIELDS Hämatoxylingemisch; in maximal verdünntem Safranin färben sie sich metachromatisch gelb, besonders deutlich im Gegensatz zu den rot gefärbten Muskeln. In maximal verdünntem Thionin bleiben jedoch in derselben Zeit (15 Std.) die Balken fast ungefärbt und färben sich nur die in Umwandlung begriffenen Zellen metachromatisch. Mit Pikrofuchsin färbt sich die Grundsubstanz stark rot; ungefärbt bleibt sie mit alkoholischem Thionin, saurem Toluidinblau und Methylenblau, also allen empfindlicheren, d. h. mehr specifischen Knorpelfärbungen.

Bei *Haliotis* zeigen die Skeletstücke des Radulaträgers, welche aus einem oberen und unteren paarigen Stück bestehen (WEGMANN, AMAUDRUT) makroskopisch ein vollkommen knorpelartiges Aussehen. Im fixierten Zustande (Alkohol) erscheint das obere Stück gelblich weiß, undurchscheinend, das untere hingegen bläulich, durchscheinend. Dieses ist auch viel härter, als das obere, wirklich von knorpelartiger Konsistenz. Wie ich noch zeigen werde, finden sich solche Unterschiede, denen auch histologische entsprechen, bei andern Schnecken mit einem aus mehreren Stücken bestehenden Stützapparat in noch viel ausgesprochenerem Maße. An Durchschnitten (Fig. 10) sieht man zwischen den polyedrischen, mit abgerundeten Ecken versehenen und so in ihrer Form schon sehr an die von Knorpelzellen mancher Wirbeltiere erinnernden Zellhöhlen eine reichlichere Grundsubstanz, die neben dünnsten Scheidewänden auch solche von beträchtlicher Dicke (12 bis 20 μ) bildet. Wo mehrere Zellen aneinanderstoßen, können Zwickel von 30—40 μ Durchmesser entstehen. Solche mächtige zellenlose oder nur Reste von Zellen einschließende Grundsubstanzansammlungen können sich auch ganz oberflächlich finden (Fig. 10 *ZW*), wo die Skeletstücke wieder aus kleineren, dichter gedrängten und senkrecht zur Oberfläche abgeplatteten Zellen (*SP*) mit verhältnismäßig dicken Grundsubstanzbalken zwischen sich bestehen. Diese Oberfläche wird dann von einem parallel faserigen Gewebe (*P*) nach Art eines Perichondriums bedeckt. Im allgemeinen sind die Scheidewände im oberen Skeletstücke dünner und regelmäßiger, vielfach unter rechtem Winkel gekreuzt; auch sind die Zwickelbildungen spärlicher, als im unteren Skeletstücke. Dieses ist auffallend reich daran, enthält auch mehr abgerundete Zellen, so daß im ganzen ein Anblick entsteht, der — was die Mächtigkeit und tektonische Anordnung der Grundsubstanz anlangt — vollkommen an manche grundsubstanzarme Knorpel von Wirbeltieren (z. B. von Neunaugen; vgl. diese Zeitschrift, Bd. LXI, 1896, Taf. XXVII, Fig. 11; Bd. LXX, 1901, Taf. VII, Fig. 11) erinnert.

Bringt man einen Querschnitt durch das obere Skeletstück zwischen die gekreuzten Nikols eines polarisierenden Mikroskopes über eine Gypsplatte Rot I. O., so hat es den Anschein, als ob die Grundsubstanz ausschließlich aus einem zierlichen Gitter unter rechten Winkeln sich schneidender Balken bestünde, die entsprechend der Additionsrichtung blau, in der darauf senkrechten gelb erscheinen. Eine so regelmäßige Anordnung zeigt nun der in gewöhnlichem Lichte untersuchte Schnitt nicht. Das erklärt sich leicht daraus, daß unter dem Polarisationsmikroskop bei der Stellung, bei welcher die rechtwinklig gekreuzten Balkensysteme zur Wirkung kommen, die andern in die Polarisationsebenen fallen und so unwirksam sind.

Durchschnitte durch das untere Skeletstück zeigen viel weniger regelmäßige Polarisationserscheinungen, aber auch schwächere Farben bei der gleichen Schnittdicke. Die eine Erscheinung läßt sich aber auch hier, ähnlich wie bei echtem Knorpel feststellen, daß die doppeltbrechenden Elemente an der Oberfläche des Skeletstückes parallel zu dieser, im Innern vorwiegend senkrecht zur Oberfläche angeordnet sind.

Einzelne stärkere dieser radiären Balkensysteme, welche ja nur die Durchschnittsbilder flächenhafter Verstärkungen sind, teilen sich gegen die Oberfläche in flache Bogensysteme, welche in die circulären Züge übergehen, so daß diese Knorpelplatten eine deutlich auf Druck und Durchbiegung beanspruchte Architektonik zeigen. Eine solche ist für die Unterlage der Radula, die beim Kaugeschäft einem Drucke ausgesetzt ist, offenbar sehr nötig.

In schwach lichtbrechenden Mitteln untersucht, zeigen die Grundsubstanzscheidewände im oberen Skeletstück wieder eine dicht- und feinfibrilläre Struktur, wie bei *Ampullaria*; im unteren Skeletstück ist eine solche kaum wahrnehmbar, die Grundsubstanz erscheint vorwiegend homogen, die Fibrillen »maskiert«. Dieser Unterschied, verbunden mit den reichlichen Zwickelbildungen, erklärt vollkommen das verschiedene makroskopische Aussehen der beiden Skeletstücke.

An Formalinpräparaten, die stark mit Delafields Hämatoxylingemisch gefärbt sind, ist die fibrilläre Struktur auch im Lackpräparat, besonders wieder in den oberen Knorpelstücken, gut sichtbar.

An in Alkohol liegenden Schnitten hat es den Anschein, als ob jede Zellhöhle von einer gleichmäßigen, glänzenden, d. h. stark lichtbrechenden und homogenen Kapsel begrenzt würde. Ich habe im zweiten Teile dieser Untersuchungen auf die Schwierigkeiten hingewiesen[1], welche sich der Entscheidung, ob man es in solchen Fällen wirklich mit differenten Kapseln oder mit einer optischen Erscheinung zu tun hat, entgegenstellen.

Bei *Haliotis* kommt, wie bei *Ampullaria*, noch die oberflächliche, der Höhlenwand dicht anliegende, dünnste Protoplasmalage (Fig. 11 *R*) hinzu, welche an gefärbten Schnitten eine Kapsel vortäuschen kann. Aber auch an Zellhöhlen, an denen dieser Protoplasmabelag, der nichts andres ist, als eine Art Crusta der Zelle (Fig. 17—20 *c*), die, von der Fläche betrachtet, eine feinwabige Struktur zeigt — deutlich abgehoben ist, erscheint die Begrenzung der Höhle mit saurem Orcein, Hämalaun, Delafields Hämatoxylingemisch stärker färbbar, so daß man leicht, wenigstens die Andeutung einer dünnen Kapsel annehmen könnte; doch kann hier von einer deutlichen Kapselbildung noch nicht die Rede sein. Die stärkere Färbung ist auf die stärkere Lichtbrechung der Höhlenwand zurückzuführen. Was das färberische Verhalten der übrigen Grundsubstanz anlangt, so zeigt es im allgemeinen eine weitere Annäherung an das echten Knorpelgewebes, ohne jedoch wesentliche Unterschiede von diesem verkennen zu lassen.

Bei progressiver Färbung in stark verdünnten sauren Farben (Orange-G, Methylblau) nimmt der Knorpel gar keine oder kaum eine Färbung an, so daß im letzteren Falle die innere Begrenzung der Zellhöhle nur infolge von Spiegelfärbung etwas stärker bläulich erscheint. Bei kurz dauernder regressiver Färbung mit 1% wässeriger Eosinlösung färbt sich die Grundsubstanz rot, ohne daß der Kapselsaum deutlicher hervortreten würde. In maximal verdünntem Pikrofuchsin färbt sich nur eine schmale Oberflächenzone und einzelne Grundsubstanzbalken unter ihr; in konzentrierter Lösung färbt sich das Gewebe stark rot. Auch mit der Bindegewebsfärbung nach Mallory färbt sich die Grundsubstanz deutlich, aber nicht so stark, wie die Fasern des »Perichondriums«, blau. Es wäre verfehlt, aus diesem Verhalten den Schluß zu ziehen, »daß hier nicht die Grundsubstanz, wie bei Wirbeltieren, sondern das Zellplasma mucoidhaltig, die Grundsubstanz dagegen mehr kollagenhaltig ist, wie dies Nowikoff[1] auf Grund der Doppelfärbung mit Bleu de Lyon und Bismarckbraun getan hat. Es ist richtig, daß der Knorpel von *Haliotis* nicht dieselbe Basophilie, wie der Wirbeltierknorpel zeigt, aber man muß doch seine Grundsubstanz als basophil bezeichnen, denn sie färbt sich mit stark verdünntem Thionin als Ganzes intensiv metachromatisch, besonders wieder degenerierende Zellterritorien.

---

[1] l. c. S. 166.

Auch mit saurem Orcein färbt sich die Grundsubstanz, wenn auch nicht sehr stark; intensiv gefärbt treten aber die in Umwandlung begriffenen Zellen hervor und in vielen Zellen kugelige Tropfen.

Mit saurem Toluidinblau (Lundvall) färbt sich die Grundsubstanz graublau, sehr intensiv die kataplastischen Zellen; ebenso mit alkoholischer Thioninlösung, während sich einzelne kugelige Zelleinschlüsse dabei metachromatisch färben.

Mit saurem Methylenblau färben sich nur die in Umwandlung begriffenen Zellen; doch ist diese Färbung nicht alkoholecht, sondern verschwindet ganz, bis auf eine oder die andre Zelle, die ein schwach gefärbtes dichtes Wabenwerk und eingestreute, stark blau gefärbte Körnchen zeigt. Auch mit Weigerts Resorcin-Fuchsingemisch, aus dem das Eisenchlorid ausgewaschen wurde und das bekanntlich ein gutes Knorpelfärbemittel ist[2], färbt sich die Grundsubstanz nicht echt; nach der Aufhellung sind nur die kataplastischen Zellen gefärbt. Da diese Färbeversuche an einem Materiale vorgenommen wurden, welches lange Zeit in einem nicht absoluten Alkohol gelegen hatte, wodurch im echten Knorpelgewebe bekanntlich das die charakteristische Färbbarkeit bedingende Prinzip (die Chondroitinschwefelsäure) ausgezogen wird, wiederholte ich sie an frisch in Zenkers Flüssigkeit, Flemmings Gemisch, sowie Sublimat fixierten Subradularknorpeln mit ganz ähnlichem Erfolge.

Die Grundsubstanz färbt sich stark metachromatisch in maximal verdünnten Lösungen von Thionin, Dahlia und Neutralrot. Die Metachromasie verschwand größtenteils beim Entwässern; doch hielt die orthochromatische Färbung in Origanumöl, wurde dagegen in Karbolxylol ausgezogen. Die kataplastischen Zellen blieben aber auch da gefärbt, oft sogar noch metachromatisch. Delafields Hämatoxylingemisch, auch in verdünnter Lösung färbte die Zwischensubstanz in kurzer Zeit; stärker und rascher die des unteren Knorpelpaares. Nahezu ungefärbt ließ sie das saure Hämatoxylingemisch von Ehrlich; vollkommen stark verdünntes Thiazinrot. Saures Methylenblau nach Hansen und saure, stark alkoholische Thioninlösung (96% Alkohol) färbte nichts als einzelne in Rückbildung begriffene Zellen.

---

[1] Über den Chromidialapparat in den Zellen des Subradularknorpels von *Haliotis tuberculata*. Vorl. Mitt. Anat. Anz. Bd. XXXIV. 1909. S. 169. Anm. 1.

[2] Vgl. W. Rupprich t, Über Fibrillen- und Kittsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXV. 1910. S. 754.

Deutlich trat aber an diesem Materiale eine Erscheinung hervor: alle Färbungen in maximal verdünnten Lösungen ließen eine stärkere Färbbarkeit des unteren Knorpelpaares erkennen. Am deutlichsten nach einer solchen Färbung mit saurem Toluidinblau, wobei das obere Stück nach der Alkoholbehandlung ganz entfärbt wurde, während das untere schwach gefärbt blieb, in beiden aber die kataplastischen Zellen sehr stark gefärbt hervortraten.

Dieses Verhalten ist deshalb von Interesse, weil es auch vom farbchemischen Standpunkte aus die geringere »Knorpelechtheit« des oberen Knorpelpaares von *Haliotis* bewies.

Die Zellen zeigen am Alkoholmaterial ähnliche Verhältnisse wie die von *Ampullaria*, d. h. scheinen aus einem außerordentlich rarefizierten, meist auf starre, glänzende Fäden (Fig. 11 *f*), welche vom Kern zu dem die Zellhöhle auskleidenden dünnsten Protoplasmabelag (*R*) ziehen, reduzierten Körper zu bestehen.

Unmittelbar am oder um den Kern, der hier öfter in der Mitte der Zelle zu liegen scheint und ebenfalls öfter in der Mehrzahl vorkommt, findet sich eine stärkere, wölkchenartige Ansammlung von Protoplasma (Fig. 11 *P*), welche in vielen, aber durchaus nicht in allen Zellen eine wechselnde Anzahl von verschieden großen Körnchen enthält, die manchmal deutlich basophiler Natur sind.

Die Zellen in den peripheren Teilen der Skeletstücke, wo sie als die besternährten die regste Tätigkeit als Grundsubstanzbildner entfalten, zeigen diese juxtanucleären Protoplasmawölkchen nicht, sondern bestehen noch größtenteils aus einem grobnetzigen, chromophoben Protoplasmakörper.

Weiter gegen das Innere der Skeletstücke zeigen die Zellen vielfach kataplastische Erscheinungen, welche hauptsächlich durch das Sichtbarwerden basophiler Körnchen im Protoplasma eingeleitet werden; hier findet man nun hauptsächlich die oben geschilderten Protoplasmawölkchen.

Nowikoff hat »fast in jeder Zelle neben dem Zellkern eine mehr oder weniger kompakte Masse von Körnchen« beschrieben, welche man auch nach den Abbildungen des Autors (Fig. 5—7 *chrmd*) wohl für identisch mit den Protoplasmawölkchen halten muß. Er faßt sie als Chromidien auf, obwohl sie weder direkt von Chromatin abstammen, noch sich färberisch wie Chromatin verhalten.

An andrer Stelle sagt er allerdings wieder, daß diese Chromidien nur in den oberflächlichen Zellen vorhanden sein und in den tieferen fehlen sollen, während ich die Protoplasmawölkchen in den weiter von der Oberfläche entfernten Zellen gefunden habe.

Bei dieser unbefriedigenden Sachlage war eine neuerliche Untersuchung der Zellen geboten. Ihr wirklicher Bau kann nur an mannigfach fixiertem Material erkannt werden und ist Nowikoff entgangen.

Nach Fixierung in Flemmings Gemisch und Färbung mit der konzentrierten Hämatoxylinlösung nach Delafield zeigen die Zellen so weit die Chrom-Osmium-Essigsäure ihre volle Wirkung entfalten konnte, ein sehr auffallendes Aussehen.

Der Zelleib (Fig. 15 und 18) wird in seiner ganzen Ausdehnung durchsetzt von kettenartig aneinandergereihten, teils eine annähernd radiäre Anordnung zeigenden, teils verzweigten und anastomosierenden Gruppen dunkelblau gefärbter Körner und deutlicher kurzer Stäbchen (*PK*), welche die größte Übereinstimmung mit den Mitochondrien Bendas oder den Chondriosomen, Chondriokonten (Plastosomen, Plastokonten) von Meves zeigen.

Auffallend ist nur, daß sie sich mit der Eisenhämatoxylinfärbung nicht so gut und elektiv färben lassen, wie mit dem konzentrierten Hämatoxylingemisch von Delafield[1]. Dennoch glaube ich diese Gebilde als Plastosomen deuten zu müssen, eine Deutung, der auch so hervorragende Kenner dieser Strukturen, wie Meves, Duesberg und M. Heidenhain, denen die Präparate auf der Anatomenversammlung in Leipzig[2] vorgelegen haben, zustimmten.

Von den analogen Gebilden, die in Knorpelzellen von Wirbeltieren beschrieben worden sind[3], unterscheiden sie sich einmal durch ihre

---

[1] Ich habe schon früher gefunden, daß die Färbung (aber auch die mit maximal verdünntem Coerulein S′) in den Zellen des harten Myxine-Knorpels (nach Alkoholfixierung) sehr deutlich körnige Fäden hervortreten läßt (Encyklop. mikr. Technik, II. Aufl. 1910. S. 769).

[2] Verhdlgn. 1911. S. 168.

[3] Außer den von mir (Enzyklop. II. Aufl. S. 769) zitierten Arbeiten von M. Heidenhain und Meves, vgl. Duesberg (Verhdlgn. Anat. Ges. Gießen 1909, S. 124), Samssonow (Arch. mikr. Anat. Bd. LXXV, 1910, S. 535), Renaut (C. R. Acad. Sc. T. CLII, 1911, p. 536), Dubreuil (C. R. Soc. Biol. Paris 1911, 20. Mai), Laguesse (Bibliogr. Anat. T. XXI. 1911. p. 296).

Massenhaftigkeit — die Zellen erscheinen bei schwacher Vergrößerung betrachtet, wie bestäubt mit dunklen Körnchen — und dann durch die plumpe Gestalt, in dem sie vorwiegend kurze, ziemlich dicke, an den Enden manchmal zugespitzte Stäbchen oder geradezu Körner darstellen. Die Plastochondrien der Knorpelzellen von Wirbeltieren werden dagegen übereinstimmend als feine, geschlängelte oder gekrümmte, längere und spärliche Fäden beschrieben.

Die Plastosomen in den »Knorpelzellen« von *Haliotis* sind nicht gleichmäßig verteilt, sondern lassen am fixierten Schnitt teilweise deutlich kugelige, anastomosierende kleinere und größere Räume erkennen, welche scheinbar leer sind oder höchstens undeutliche Fäserchen an ihren Oberflächen wahrnehmen lassen.

Bemerkenswert erscheint mir, daß an den oberflächlich gelegenen Zellen, die von der eindringenden Fixierungsflüssigkeit zuerst betroffen wurden (Fig. 21), die Plastosomen manchmal einseitig, und zwar an der von der Oberfläche abgewendeten Hälfte der Zelle zusammengehäuft erscheinen (bei *p*).

Von dieser eigentümlichen Protoplasmastruktur ist nun, wie wir gesehen haben, an Schnitten von Alkoholmaterial und, wie ich nunmehr finde, auch nach Fixierung in mit Sublimat gesättigtem Seewasser oder in ZENKERS Gemisch nichts zu sehen.

Ja, schon jene Zellen in dem mit FLEMMINGS Gemisch fixiertem Subradularknorpel, welche für das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit ungünstige Verhältnisse darboten[1], war die Fixierung der Plastosomen unvollkommen oder ganz unterblieben; dagegen ließen solche Zellen auch bei gewöhnlicher Färbung (DELAFIELDS Hämatoxylingemisch-Eosin) nunmehr ein ungemein zierliches, auf dem Kern zentriertes Fadengerüst erkennen (Fig. 19). Dies ist auch in den oben erwähnten oberflächlichen Zellen, an denen die einseitige Reagenswirkung erkenntlich ist, in dem von Plastosomen entblösten Teil der Fall (Fig. 21 *f*).

In der Übergangszone von der guten zur unvollkommenen Fixierung kann man die Plastosomen neben dem radiären Fadenwerk sehen;

---

[1] Ein Subradularapparat war so herauspräpariert und in FLEMMINGS Gemisch gebracht worden, daß das untere Knorpelpaar nur von seinem dünnen »Perichondrium« überzogen blieb, während das obere zwischen dem unteren und einer dem ersteren aufliegenden dicken Muskelschicht eingeschlossen war. Das untere Knorpelpaar zeigte nun in allen Zellen die Plastosomen und -konten vorzüglich erhalten, während im oberen dies nur an den Zellen der Seitenränder und einiger oberflächlicher Lagen der Fall war.

nur erscheinen erstere als immer kleiner werdende Körnchen oder Kügelchen und liegen so regelmäßig auf den Fäden aufgereiht, daß diese wie quergestreift oder septiert, also als echte Mitochondrien im ursprünglichen Sinne BENDAS erscheinen. Fig. 22 *Z*, die allerdings keine ganz normale Zelle betrifft, gibt eine Vorstellung davon. Bekanntlich hat die Entscheidung, ob die Mitochondrien intra- oder interfilar liegen, große Schwierigkeiten gemacht[1]; die Knorpelzellen von *Haliotis* zeigen aber auf das Deutlichste die interfilare Lage, die unabhängige Coexistenz von Fadenwerk und Plastosomen; die Verhältnisse in der oben besprochenen Übergangszone geben aber auch eine gute Vorstellung, wie Bilder entstehen können, die eine intrafilare Lage vortäuschen können.

Das radiäre Fadenwerk, welches nach Alkoholfixierung in normalen Zellen nur teilweise (Fig. 11 *Pundp*), deutlicher, aber dann schon verändert in kataplastischen Zellen (Fig. 11 *P,p,f,*) zu sehen war, tritt nach Fixierung in FLEMMINGS oder ZENKERS Gemisch sehr gut hervor. Weniger eignet sich die angeführte Sublimatfixierung, aber auch Formalin zu seiner Erhaltung. Sublimat bringt auch sämtliche Zellen zur stärkeren Ablösung von der Wand ihrer Höhle und zur Schrumpfung. Eine leichtere Ablösung tritt auch nach Fixierung in FLEMMINGS und ZENKERS Gemisch ein (Fig. 17—21), nicht aber in Alkohol, was als wesentlicher Unterschied von typischen Knorpelzellen der Wirbeltiere hervorzuheben ist.

Das Fadenwerk wird am besten an dünnen (5 μ) Zelloidinschnitten, die von in ZENKERS Gemisch fixiertem Material stammen und in maximal verdünnter Neutralrot- oder Thioninlösung gefärbt wurden (24 Std.), in Wasser liegend untersucht. Bei der Entwässerung und Lackeinschluß wird es fast unsichtbar. An Lackpräparaten tritt es immerhin noch deutlich hervor nach progressiver Färbung mit Eosin oder an Schnitten, die aus $^1/_2$%igem Kalium chrom. flavum in gesättigte wässerige Hämatoxylinlösung übertragen und dann 24 Stunden in fließendem Brunnenwasser ausgewaschen wurden; nach Fixierung in FLEMMINGS Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin wird es auch in jenen Zellen sichtbar, welche bei Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch nur die Plastosomen hervortreten lassen.

An solchen Präparaten läßt das Fadenwerk normaler Zellen im allgemeinen eine radiäre, auf den Kern oder seine unmittelbare Umgebung zentrierte Anordnung erkennen (Fig. 16 u. 21*f*). Daher werden die Fäden gegen den Kern immer dichter aneinander gelagert und bilden oft breitere Bänder, um in der Nähe des Kernes unentwirrbar in den Protoplasmawölkchen aufzugehen. Gegen die Peripherie verlaufen sie oft auf lange Strecken hin ganz geradlinig und unverästelt; viele aber gabeln sich dichotomisch unter spitzen Winkeln. Durch die optische Überkreuzung entsteht in den Zellen so vielfach der Eindruck eines Netzwerkes mit spitzwinkeligen, dreieckigen Maschen. Aber auch echte Anastomosen kommen vor, so daß an dem netzigen Aufbau des Fadenwerkes nicht gezweifelt werden kann.

---

[1] Vgl. MEVES, Über Mitochondrien, bzw. Chondriokonten in den Zellen junger Embryonen. Anat. Anz. Bd. XXXI. 1907. S. 404.

An der Oberfläche der Zelle verschmelzen die Enden der Fäden zur Bildung einer Crusta (Fig. 17, 21 *c*). Nur selten, d. h. bei wenigen Behandlungsweisen erscheinen die Fäden glatt; meist sind sie mit feinen Körnchen besetzt, die man wohl als Reste schlecht fixierter Plastosomen auffassen muß und besonders an bandförmigen Fäden sieht man die Körnchen der Oberfläche aufliegen, die Fäden förmlich einsäumen. Von diesen Körnchen müssen jene in der unmittelbaren Umgebung des Kernes unterschieden werden, welche im Protoplasmawölkchen stets nachweisbar sind, auch wenn die Fäden vollständig glatt erscheinen. Sie färben sich intensiv schwarz mit Eisenhämatoxylin und sind es, welche oft basophil erscheinen.

Der Kern der Zellen ist meist in oder nahe der Mitte gelegen, kugelig oder elliptisch und besitzt ein deutliches Kerngerüst und einen Nucleolus. Weiter im Innern der Knorpelstücke können die Kerne sehr unregelmäßige Formen annehmen und auch mehrfach werden (Fig. 17, 19, 20).

Ich finde da, neben den von Nowikoff beschriebenen größeren runden Kernen, an denen auch ich wiederholt ein kernkörperchenartiges Chromiol beobachten konnte (Fig. 16, 21), buchtige oder tief gelappte, manchmal auch anscheinend sprossende Kerne, die aber von Kernhaufen schwer zu unterscheiden sind.

Meist in unmittelbarer Nähe des Kernes, oft in einer Bucht diesem dicht angelagert, kann man in allen Zellen mit Ausnahme der oberflächlichst gelegenen, stark abgeplatteten ein oder zwei eigentümliche Gebilde beobachten; vollkommen kugelige und homogene Körper, die den Eindruck von Vacuolen oder Blasen machen (Fig. 15, 16, 17, 21).

Ihre Größe kann hinter der des Kernes zurückbleiben, sie aber auch übertreffen. Alkohol scheint sie zum Teil aufzulösen; wenigstens finde ich in Schnitten aus Alkoholmaterial nur in vereinzelten Zellen eine große, wie geblähte unfärbbare Blase, während nach Fixierung in Flemmings oder Zenkers Gemisch, wie gesagt, alle Zellen diese juxtanucleären kugeligen Gebilde zeigen. Auch Sublimat und Formalin eignen sich nicht gut zu ihrer Erhaltung. Gegen Farben verhalten sie sich im allgemeinen schwach basophil, wobei sie sich im Gegensatz zum Kern metachromatisch färben.

Sehr scharf gelingt ihre Differenzierung vom Kern an Schnitten aus ZENKERS Gemisch, die in $^1/_2$%igem Kaliummonochromat gebeizt, dann in wässerige Hämatoxylinlösung übertragen und nach 24stündigem Auswaschen in Brunnenwasser ebenso lange in maximal verdünntem polychromem Methylenblau nachgefärbt wurden. Die Kerne sind dann schön blau, die Kugeln amaranthen. Ähnlich und einfacher lassen sie sich durch die Färbung in maximal verdünnter Thioninlösung als rötliche Kugeln von den grünlichen Kernen trennen.

Mit Eisenhämatoxylin färben sie sich nur hellgrau, mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch schwach bläulich, auch bei Nachfärbung mit Eosin, wobei das Protoplasmawölkchen lebhaft die rote Farbe annimmt.

Was nun die Deutung dieser eigentümlichen Gebilde anlangt, so könnte man in einzelnen Fällen verleitet werden, an eine Sphäre zu denken, die zuerst von VAN DER STRICHT[1] in Knorpelzellen beschrieben worden ist. In neuerer Zeit erwähnt DUESBERG[2] in Knorpelzellen junger Hühnerembryonen neben den langen Chondriokonten ein »rundliches Gebilde, Centrotheka«, das MEVES[3] als Cytocentrum bezeichnet. Daß es sich aber um eine solche Centrotheka nicht handeln kann, geht schon daraus hervor, daß es niemals gelingt, im Innern des homogenen Gebildes Centriolen nachzuweisen. Außerdem erheischen aber eine ganze Reihe andrer Umstände eine andre Deutung; so vor allem andern der, daß diese Gebilde bald kleiner, bald bedeutend größer als der Kern sind, daß sie in eine größere Anzahl kleinerer Kügelchen zerfallen können und endlich, daß sie bei der Kataplasie der Zellen eine ganz eigentümliche Rolle spielen und chemische Zustandsänderungen zeigen, wie noch besprochen werden soll.

Einigermaßen erinnern die vacuolenartigen Kugeln neben dem Kern in den Knorpelzellen von *Haliotis* an die Abbildung, welche VIGIER[4] von den sogenannten nucleolären Vacuolen in Hautdrüsenzellen von Tritonen gegeben hat, nur daß diese noch intranucleär gelegen sind. Für eine solche nucleoläre Entstehung sprechen aber besonders die Bilder, welche NOWIKOFF[1] gegeben hat. Er hat auch schon das Vorkommen sehr großer, neben kleineren Nucleolen in den, aber auch außerhalb der Kerne im Protoplasma der Knorpelzellen von *Haliotis* beschrieben; »manchmal sind solche Nucleolen sogar in einer Einbuchtung des Knorpels gelegen«, was ich oben ebenfalls betont habe.

---

[1] Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bull. Acad. roy. Belgique. 3. sér. T. XXIII. 1892.

[2] Verhdlgn. Anat. Ges. Gießen 1909. S. 124.

[3] MEVES, ebendort S. 185. Wegen weiterer Angaben vgl. meinen Artikel »Knorpelgewebe« in der Enzyklop. mikr. Techn. II. Aufl. S. 770f.

[4] Le nucléole, morphologie, physiologie. Thèse. Paris 1900. Vgl. auch GURWITSCH, Morphologie und Biologie der Zelle. 1904. Fig. 108.

An den oberflächlichen Zellen habe ich auch die intranucleäre Lage dieser Nucleolen und ihre Vorwölbung über der Kernkontur beobachten können, wie NOWIKOFF, so daß ich nicht zweifle, daß die von mir beschriebenen Gebilde ausgetretenen und vacuolär umgewandelten Nucleolen entsprechen.

Dies um so mehr, als sie zur Bildung von Grundsubstanz in Beziehung stehen und zwar zu einer Art, die den Charakter eines eigentümlichen Secretionsvorganges an sich trägt, wie ich noch zeigen werde.

Solche nucleoläre Secretionsvorgänge kommen auch anderwärts vor; so hat erst jüngst MAZIARSKI[2] die Entstehung des Secretes der Spinndrüsen aus den Nucleolen gezeigt, welche entweder direkt, oder nach vorhergehender Umwandlung in ein Prosecret ausgestoßen werden. Dabei können Bilder entstehen (z. B. Fig. 13 u. 23), die einigermaßen an die juxtanucleären Vacuolen der Knorpelzellen von *Haliotis* erinnern.

Endlich ist ein wesentlicher Bestandteil der Knorpelzellen von *Haliotis*, von dem NOWIKOFF mit keinem Worte Erwähnung tut, Glykogen und seine nachweisbaren Reste. Die Netzmaschen des Protoplasmakörpers, die rundlichen Lücken zwischen den Plastosomengruppen und -zügen werden von größeren und kleineren Glykogentropfen erfüllt (Fig. 16 *G*), welche sich in LUGOLscher Lösung stark färben, aber auch bald zu einer homogenen Masse zerfließen. Im Gegensatz zu *Ampullaria* und, wie auch gezeigt werden soll, *Patella*, ist dieses Glykogen in wässerigen Flüssigkeiten leicht und ohne Rückstand löslich, mit Ausnahme der kataplastischen Zellen. Dagegen kann es mit alkoholischen Färbeflüssigkeiten, besonders Safranin nach FLEMMING intensiv orange, gefärbt auch im Lackpräparat erhalten werden.

An Schnitten aus Alkohol sind die Glykogentropfen auch im ungefärbten Zustande durch ihre schwächere Lichtbrechung und den Gehalt an vielen kleinsten Gasbläschen (*G*), die ihnen ein dunkelkörniges Aussehen verleihen, wahrnehmbar. Dadurch unterscheiden sie sich auch von den blasenförmigen nucleolären Vacuolen. Fixierung in Zenkers Gemisch erhält das Glykogen wenigstens größtenteils (Fig. 16).

---

[1] l. c. Fig. 1, 2 und 8.

[2] Recherches cytologiques sur les phénomènes sécrétoires dans les glandes filières des larves des Lepidoptères. Arch. f. Zellforschung. Bd. VI. 1911. S. 397.

Nicht selten zeigen die Glykogentropfen eine Teilung in zwei oder mehrere Kugelsegmente (Fig. 11 *G*), eine Erscheinung, die auch anderwärts an Glykogentropfen beobachtet wird (vgl. meine Fig. 4 *G* in: Die Rückensaite der Säugetiere nach der Geburt usw. Wiener Sitzber. Bd. CXIX. Abt. III. 1910).

Sehr eigentümliche Veränderungen zeigen die Glykogentropfen oder ihre Trägersubstanz bei der Kataplasie der Zellen, wie noch gezeigt werden soll.

Außer Glykogen findet man schließlich stets in einer Anzahl oberflächlicher Zellen, besonders an den Seitenrändern der Knorpelstücke Fettröpfchen, die sich mit Osmiumsäure schwärzen, in geringer Anzahl und unregelmäßiger Anordnung.

Wie man sieht, zeigen die Zellen des *Haliotis*-Knorpels einen höchst komplizierten Bau und können bei ihrer Größe geradezu als Schulbeispiel dafür dienen, wie viel differente Strukturen und Bestandteile der Zellkörper nebeneinander enthalten kann.

Wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, kann ich Nowikoff nicht zustimmen, wenn er seine Chromidialmasse, die der von mir als Protoplasmawölkchen bezeichneten centralen Protoplasmamasse entspricht und möglicherweise auch ein Centriol enthält, aus den austretenden Nucleolen hervorgehen läßt. Diese beiden Bildungen müssen auseinandergehalten werden und haben miteinander nichts zu tun. Für die Annahme einer Verarbeitung von Kernchromatin in den Nucleolen, die Nowikoff machen muß, um die Entstehung seiner Chromidien, deren engste räumliche Beziehungen zu ausgestoßener Nucleolarsubstanz offenkundig ist, zu erklären, liegt kein Anhaltspunkt vor; die nucleolären Blasen erscheinen stets vollkommen homogen. Körnchen liegen nur an ihrer Oberfläche.

Ich wende mich nun zur Besprechung der auffälligen Erscheinung, daß im *Haliotis*-Knorpel, ganz wie im Knorpelgewebe der Wirbeltiere, viele Zellen im Innern der Kataplasie verfallen.

Die kataplastischen Zellen, welche in jedem Schnitt deutlich durch die höchste Basophilie hervortreten, sind es zweifellos, welche durch ihre Umwandlung in Grundsubstanz jene eingangs geschilderten Zwickelbildungen hervorgehen lassen.

Die feineren Vorgänge dabei zeigen sehr große Übereinstimmung mit den bei *Myxine* im harten Knorpel geschilderten (II, S. 190 u. f.); man kann auch bei *Haliotis* von ganz geringfügigen Veränderungen an den normalen Zellen bis zu eben in der Grundsubstanz verdämmernden Zellterritorien alle möglichen Zwischenstadien beobachten, deren Aneinanderreihung sich ungezwungen von selbst ergibt.

Auch hier scheinen die ersten Vorgänge, die gleichsam den Anstoß zur Kataplasie der Zelle geben, vom Kern auszugehen und es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß dabei der von Nowikoff geschilderte Austritt von Kernsubstanzen in das Protoplasma eine Rolle spielt.

Besonders die ausgetretene Nucleolarsubstanz kann Veränderungen eingehen, die unmittelbar zur Bildung von Grundsubstanzmasse führen, die zunächst im Innern der Zelle liegen bleibt und erst sekundär mit der schon vorhandenen Grund- oder Intercellularsubstanz verschmilzt.

Ich muß aber hier gleich betonen, daß die verschiedenen Formen der Kataplasie bei den einzelnen untersuchten Exemplaren (im ganzen sechs) nicht immer in gleicher Menge oder Verteilung auftreten, so daß die Knorpel eines Exemplares vorwiegend das eine, die eines andern ein andres Stadium erkennen lassen. Fast in jedem Durchschnitte jedoch wird man so viele verschiedene Stadien finden, daß man sie zum Vorgang der kata- oder metaplastischen Umwandlung ganzer Zellen in Grundsubstanz aneinanderreihen kann.

Ich schildere zunächst die Vorgänge, wie ich sie hauptsächlich an einem in Alkohol fixierten Exemplar erschlossen habe, von denen aber einzelne Stadien in jedem andern Objekt ebenfalls wiederholt vorkommen.

Zunächst fällt auf, ein Deutlicherwerden des in den normalen Zellen so zarten und kaum färbbaren Fadengerüstes. Es wird nicht nur dichter (Fig. 17, 20), sondern erleidet gleichzeitig eine chemische Zustandsänderung, indem es immer stärker basophil wird.

Besonders vermehren sich auch die den Gerüstfäden anhaftenden Körnchen und sie nehmen auch an der zunehmenden Basophilie Teil. Solche Zellen sind nun mit allen basischen Farben, auch solchen in saurer Lösung stärker färbbar und färben sich mit maximal verdünntem Thionin, polychromen Methylenblau usw. deutlich metachromatisch.

Aber nicht immer wird das Fadengerüst nur dichter, die Menge der Körnchen größer. Man findet auch viele Zellen, in denen das Fadengerüst ein rarefiziertes, auffallend starres, spießiges, geradliniges wird (Fig. 19), so daß es manchmal an ein Fibringerinnsel, an eine Druse fadenförmiger Kristalle oder an ein starres Sparrenwerk (Fig. 23 *Sp*) erinnert; oder es kann aus wenigen plumpen knotigen Fäden bestehen.

Wo die basophilen Körnchen spärlich sind, kann man oft deutlich sehen, daß sie an den Fäden aufgereiht sind, wie Tröpfchen oder wie Perlen an einer Schnur, so daß solche Fäden direkt ein variköses Aussehen besitzen (Fig. 22 *Z*).

In jenen Zellen, in welchen das Fadengerüst sehr dicht geworden ist und die basophilen Körnchen auch in der Peripherie stark zugenommen haben (Fig. 17, 20), treten neben den Körnchen auch kleinere und größere, blasenförmige Kügelchen auf oder in die Erscheinung (*G*), welche ihren Ursprung den Glykogentropfen verdanken.

Auch diese, beziehungsweise ihre Trägersubstanz erleiden in den kataplastischen Zellen Veränderungen, indem sie deutlich und immer stärker basophil werden, dabei offenbar auch an Konsistenz gewinnen.

In vielen Zellen kann man dann Kugeln, die durch Zerklüftung in Quadranten oft noch deutlich ihre Herkunft verraten (Fig. 11, rechts) sehen, die ein kompaktes Aussehen besitzen und sich mit saurem Toluidinblau, Giemsas Gemisch usw. lebhaft rot, mit saurem Orcein dunkelbraun färben. Meist scheinen sie aber in kleinste Kügelchen zu zerfallen, die unter fortschreitender Zerkleinerung und Zunahme ihrer Basophilie schließlich nicht mehr von den übrigen basophilen Protoplasmaeinschlüssen zu unterscheiden sind.

An Zellen, an welchen die Plastosomen fixiert sind, sieht man diese plumper werden (Fig. 18), teilweise sich dichter aneinanderlegen, so daß die Zellen am mit Delafields Hämatoxylingemisch gefärbten Präparat als am stärksten gefärbte, grobgekörnte Gebilde hervortreten (Fig. 24).

Schließlich füllt ein von kleinsten und größeren Lücken durchsetztes, schwammartiges Gerüstwerk, das mit zahllosen basophilen Körnchen besetzt ist (Fig. 12, Fig. 22 *z*) die Zellhöhle aus, deren unmittelbare Begrenzung nicht selten eine konzentrische Aufblätterung (Fig. 12 *F*) zeigen kann.

Die Kügelchen nehmen, teilweise wohl auf Kosten des Gerüstwerkes immer mehr zu, so daß der ganze Zellinhalt ein mehr oder minder feinkörniges Aussehen annimmt. Diese Körnchen oder Kügelchen fließen weiterhin wieder zur Bildung von Balken zusammen und verlieren gleichzeitig immer mehr ihre starke Basophilie. An die Stelle der Lücken ist so eine feinkörnige Masse getreten (Fig. 13, 4), welche von den Resten des ähnlich färbbaren Netzwerkes (*R*) durchzogen wird. Der Kern kann noch als ein Häufchen stark basophiler Körner (Fig. 13 *N*) erkennbar sein und in seiner Umgebung findet man nicht selten ähnliche basophile Körner (*b*) verstreut. Auch die scharfe Begrenzung der Zellhöhle gegen die umgebende Grundsubstanz beginnt zu verschwinden.

Die blassen Körnchen verfließen immer mehr zu homogenen Massen und diese an den Rändern mit der circumcellulären Substanz (Fig. 14 *a*) und so verdämmert allmählich unter steter Zunahme der die Färbbarkeit der Grundsubstanz annehmenden homogenen Masse auf Kosten des körnchenbesetzten Netzwerkes das ganze, früher von der Zelle eingenommene Territorium in einen Grundsubstanzzwickel. Daß das rundliche Zellgebiet zum Zwickel wird, ist eine Folge des Wachstumsdruckes der umgebenden normalen Zellen. Unter diesem Wachstumsdruck nimmt die aus einer oder mehreren Zellen hervorgegangene Masse offenbar auch schließlich eine fibrilläre Struktur an. Wenigstens lassen die letzten Reste der assimilierten Substanz oft eine dichte, feine Strichelung (Fig. 14 *b*) erkennen. Diese ist allerdings noch immer viel gröber, als die der normalen fibrillären Struktur, wird aber mit der Zeit immer feiner und fügt sich schließlich so in letztere ein, daß nichts mehr die besondere Entstehungsweise dieser vermehrten Grundsubstanz erkennen läßt.

Daß bei diesem Vorgang auch eine Verflüssigung der Grundsubstanz in unmittelbarer Umgebung der Zelle stattfinden kann, zeigt das, schon bei *Ampullaria* erwähnte Zusammenfließen benachbarter Zellhöhlen, das gelegentlich beobachtet wird. Die Scheidewände zwischen zwei oder drei Zellen werden verflüssigt und es entsteht eine große Höhle, welche mit dem stark basophilen Wabenwerk erfüllt erscheint. Dieses macht die oben für die einzelne Zellhöhle geschilderten metaplastischen Veränderungen durch, die schließlich wieder zur Entstehung eines Grundsubstanzzwickels führt, der nur durch besondere Größe hervorsticht.

Solche auffallend große Zwickel können aber auch durch die Umwandlung mehrerer benachbarter Zellen — ich konnte an einem Schnitte acht bis zehn solcher kataplastischer Zellen nebeneinander zählen — entstehen, ohne daß es dabei zur Konfluenz kommt.

Bei dieser Form der Kata- und Metaplasie wandeln sich also die ganzen Zellen mit allen ihren Bestandteilen in Grundsubstanz um.

Ich muß nun noch mit einigen Worten auf jene oben angedeutete, höchst eigentümliche Erscheinung eingehen, die darin besteht, daß im Innern mancher Zellen entweder kugel- oder kegelförmige festere Massen entstehen, welche in ihrem färberischen Verhalten mit der Grundsubstanz übereinstimmen und schließlich auch mit ihr verschmelzen.

Offenbar handelt es sich in beiden Fällen, die getrennt besprochen werden müssen, nur um besondere Teilerscheinungen des oben geschilderten kataplastischen Vorganges, die aber, wie die große Anzahl der davon betroffenen Zellen beweist für sich länger bestehen können, ohne daß die Zelle der vollkommenen Metaplasie anheimfällt.

In dem einen Falle und zwar in dem letzteren — in dem kegelförmige festere Massen entstehen — wachsen von der Zellwand aus, wie es an Alkoholpräparaten, an denen eine Retraktion der Zelle nicht stattfindet, den Anschein hat, in unmittelbarem Zusammenhange mit der Grundsubstanz (Fig. 11 *K*), wie man aber in jenen Fällen, in denen sich die Zelle leicht retrahiert hat, deutlich sehen kann, primär von der protoplasmatischen Randschicht (Crusta) der Zelle aus (Fig. 19 *gs*) spitzkegelförmige Zapfen oder stumpfe Höcker von Grundsubstanz in das Innere der Zelle. Diese einwachsenden Grundsubstanzzapfen entsprechen oft deutlich nachweisbar der Insertion der radiären Gerüstfasern. Manchmal reichen sie als schlanke Zapfen von der Oberfläche der Zelle bis in das centrale, den Kern unmittelbar umgebende Protoplasma. An ihrer Oberfläche werden sie bedeckt von einer Reihe basophiler Körnchen (Fig. 19 *GS*, *gs*), die zu ihnen ganz in demselben genetischen Zusammenhange stehen, wie die Oberfläche der normalen Zelle zu ihrer Höhlenwand.

Schließlich verschmelzen die Grundflächen der Zapfen und Höcker mit der umgebenden Grundsubstanz zu einer einheitlichen Masse. Dies kann man am besten dort sehen, wo durch den Schnitt eine Zelle herausgerissen wurde (Fig. 25, *H*), während die Zapfen (*GZ*) stehen blieben und wie Spieße in die leere Höhle hineinragen. An manchen Zellhöhlen sieht man nur einen oder zwei solcher Zapfen, an andern kann der ganze Umfang mit ihnen besetzt erscheinen.

Im zweiten Falle sind es die nucleolären Vacuolen, von denen die Grundsubstanzbildung ausgeht. Man sieht sie allmählich immer stärker basophil und anscheinend kompakter werden, bis sie vollkommen Färbungsverhältnisse und Aussehen der Grundsubstanz angenommen haben.

Dabei können sie ihre ursprüngliche Größe und Lagebeziehung zum Zellkern beibehalten oder aber bedeutend an Größe zunehmen (Fig. 18 *gs*) und vom Kern abrücken.

So findet man oft eine ganze Anzahl, teilweise benachbarter Zellen in einem Gesichtsfeld — ich konnte einmal deren 15 zählen —, welche in ihrem Innern kleinere bis recht ansehnliche solcher Grundsubstanzkugeln wie große Secrettropfen (Fig. 26 *gs*) enthalten. Daß hier Grundsubstanz durch eine Art von Secretionsvorgang entsteht, kann kaum zweifelhaft sein. Schon Nowikoff hat die Vorstellung ausgesprochen, daß die »Chromidien«, die er ja größtenteils aus dem Nucleolus hervorgehen läßt, im Zellplasma verarbeitet werden, als eine Art Enzym auf diese wirken und ihm dadurch die Fähigkeit verleihen, die Grundsubstanz in Form von Secret auszuscheiden.

In manchen Zellen gelangen die Grundsubstanzkugeln schließlich immer näher an die Oberfläche (Fig. 20 *GS'*), bis sie mit dieser verwachsen erscheinen (Fig. 20 *GS*), die Höhlenwand berühren und endlich mit dieser verschmelzen (Fig. 18 *GS*). An ihrer Oberfläche sind sie wieder mit basophilen Körnchen besetzt, auf deren Kosten sie offenbar wachsen (Fig. 26 *b*). Ist eine solche Kugel mit der Höhlenwand verwachsen, so setzt sich das Protoplasma ganz ähnlich, wie an der Oberfläche der normalen Zelle mit einer membranartigen Grenzschicht von ihr ab (Fig. 18).

Nach solchen Bildern allein zu urteilen, könnte man leicht zu der Meinung kommen, daß es sich auch hier um von der Höhlenwand einwachsende Grundsubstanzmassen handelt.

Der erste Modus kann sich mit dem zweiten kombinieren und nicht selten kommt eine solche Kugel auf einen Zapfen zu sitzen und verwächst mit ihm.

Ist an Stelle einer oder zweier nucleolärer Vacuolen durch Zerfall ein ganzer Haufen von Kügelchen entstanden, so kommt es zur Bildung rundlicher Massen mit höckeriger Oberfläche, die nach ihrer Verwachsung mit der Höhlenwand wie maulbeerartige Excreszenzen erscheinen. Ob dieser Vorgang der intracellulären Bildung von Zapfen und Kugeln von Grundsubstanz je zur Verödung einer ganzen Knorpelzelle und Ausfüllung ihrer Höhle mit Grundsubstanz führen kann, scheint mir zweifelhaft, ja wenig wahrscheinlich. Ich habe solche Bilder nie gesehen, obwohl in allen Präparaten Zellen mit randständigen Zapfen und Kugeln reichlich vorkommen und letztere manchmal drei Viertel der Zellhöhle einnahmen.

Schließlich kommt es doch immer noch zur körnigen Kataplasie des restlichen Protoplasmas der Zelle (Fig. 27 *p*), das stark basophil wird und die bereits zu Grundsubstanz gewordenen Teile (*gs*, *GS*) einschließt, wie die Mutterlauge einen Kristall, der nun auf Kosten der letzteren — in diesem Falle der stark basophilen Masse — weiter wächst, bis das ganze Material aufgebraucht und die Zellhöhle vollkommen mit Grundsubstanz ausgefüllt ist.

Wenn ich diese besonderen Verhältnisse in den Zellen des Subradularknorpels von *Haliotis* etwas eingehender besprochen habe, so glaube ich dies mit dem allgemeineren Interesse, das sie beanspruchen, rechtfertigen zu können. Auf die Analogie dieser allerdings nur theoretisch, aber auf Grund einer geschlossenen Reihe von tatsächlich zu beobachtenden Augenblickszuständen konstruierten Vorgänge mit solchen im Knorpelgewebe von *Myxine* habe ich schon hingewiesen. Sie finden sich aber, in verschiedenen Modifikationen im Knorpelgewebe aller Tiere wieder und scheinen mir gerade für dieses Gewebe recht charakteristisch zu sein.

Bei *Buccinum undatum* läßt sich der sogenannte Zungenknorpel leicht von der Radula befreit herauspräparieren, in der Form zweier in ihrem vorderen Abschnitte zu einer nach oben offenen Rinne verwachsener Längsbalken, wie ihn die Autoren (VALENCIENNES, LOISEL, AMAUDRUT, GEDDES[1], OSWALD[2] u. a.) abbilden. An Durchschnitten macht er bei oberflächlicher Beobachtung einen Eindruck, wie weicher *Ammocoetes*-Knorpel. Abgerundete oder polyedrische Zellen (Fig. 28), die viel kleiner sind, als die bisher beschriebenen, werden durch ein Fachwerk von dünneren und dickeren Scheidewänden getrennt. Die Oberfläche wird von einer schmäleren oder breiteren Zone nahezu zellenfreier Grundsubstanz überzogen (*SP*), welche dort, wo sich nicht direkt Muskeln an sie ansetzen (*Mu*) von einer einfachen Zellage (bei *Ma* im Schrägschnitt zu sehen), etwa, wie die Membrana Descemeti vom hinteren Hornhautendothel, bedeckt wird.

Von dieser oberflächlichen Grundsubstanzlage, welche, in Wasser untersucht, deutlich fibrillär erscheint, ziehen nun breitere Balken (*B*) in das Innere des Skeletstückes, welche sich in immer feinere Bälkchen auflösen und so das Gewebe in primäre, sekundäre, tertiäre usw. zellige Gruppen teilen; in den letzten, die aus zwei bis vier und mehr Zellen bestehen, sind ganz gleichmäßig dünne Scheidewände (Fig. 29 *S*) zu sehen, die auch stets einfach, den benachbarten Zellen gemeinsam sind.

Dagegen zeigen die stärkeren je nach ihrer Mächtigkeit dünnere (Fig. 29 *I'*) oder dickere Mittellamellen, während die die Zellen unmittelbar umschließenden Wände auch hier wie gleichmäßig dünne, membranartige Kapseln (*K*) erscheinen. Zwischen den primären Zellgruppen wachsen die Mittellamellen zu reichlichen, zwickelartigen Grundsubstanzansammlungen an (Fig. 29 *I*).

---

[1] On the mechanism of the Odontophore in certain Mollusca. Trans. Zool. Soc. London. Vol. X. 1879. p. 485.

[2] Der Rüsselapparat der Prosobranchier. Jenaische Zeitschr. Bd. XXVII. 1892.

Die scheinbare Kapselsubstanz verhält sich nun auch färberisch anders als die interkapsuläre; sie färbt sich (an Alkoholmaterial) stark mit Delafields Hämatoxylingemisch, aber auch mit Hämalaun, während die Zwischensubstanz eher leicht oxyphil erscheint, sich mit Eosin oder Kongorot färbt. Besonders scharf läßt sich die Interkapsularsubstanz auch mit den specifischen Bindegewebsfärbungen nach Mallory oder Ribbert hervorheben. Dabei bleibt die scheinbare Kapselsubstanz ungefärbt, weshalb an einem solchen Präparat, verglichen mit einem andern, die Zwischensubstanz viel zarter, spärlicher erscheint.

Mit stark verdünntem Thionin oder Safranin bleibt die Oberflächenzone des ganzen Knorpelstückes farblos. Dagegen färben sich die stärkeren Grundsubstanzbalken deutlich, wenn auch schwach, metachromatisch. Aber nur die Zwischensubstanz im Innern des Knorpelstückes zeigt diese Färbung, während die scheinbaren Kapseln blau, beziehungsweise rot erscheinen. Mit Pikrofuchsin färben sich Oberflächenlage und Zwischensubstanz deutlich rot, wenn auch nicht so leuchtend, wie z. B. leimgebendes Bindegewebe; nur die Zwickel bleiben farblos.

Färbeversuche an Formalinmaterial, das sich, wie ich am Cyclostomenknorpel zeigen konnte[1], Farben gegenüber wesentlich anders verhält, als Alkoholmaterial, ergaben am »Knorpel« von *Buccinum* mit maximal verdünnter Thioninlösung außer einer starken, metachromatischen Färbung, besonders der größeren Grundsubstanzzwickel im Innern, auch eine solche der Oberflächenzone; ebenso mit Safranin. Aus stark verdünntem Pikrofuchsin nimmt der »Knorpel« keine Farbe an. Mit maximal verdünntem Chinolein färbt sich die Grundsubstanz schwach, aber deutlich metachromatisch, während Loisel an Alkoholmaterial eine solche Färbung vermißte; doch wird diese Färbung fast ganz verdeckt durch die lebhafte Blaufärbung der körnigen Zellkörper. Diese Zellen sind durch große kugelige, fast stets in der Mitte gelegene Kerne, die ein schönes Chromatingerüst besitzen, ausgezeichnet; die Größe der Kerne ist sehr verschieden. Große Zellen weisen oft doppelt so große Kerne auf, als kleine. Zweikernige Zellen sind nicht selten; sie stellen meist Anfangsstadien der Teilung dar. Bei dieser geht die Scheidewandbildung durch Einwachsen von der Mutterkapsel aus vor sich, so daß man am Durchschnitt öfter einen sproßartigen Fortsatz in das Innere der noch nicht geteilten Zelle ragen sieht (Fig. 29 *S'*); diesen Vorgang hat schon Loisel richtig dargestellt.

---

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX. 1905. S. 209.

Der Protoplasmaleib der Zellen ist besser entwickelt, als bei den andern besprochenen Schnecken, aber an der Peripherie ebenfalls von zahlreichen Lücken durchbrochen, die offenbar zum Teil auf extrahiertes Glykogen zurückzuführen sind, wie ich gegen Loisel, der Glykogen fehlen läßt (l. c. S. 46), annehmen muß, an meinem in 70% Alkohol oder Formalin konservierten Material aber nicht beweisen kann.

Der Zellkörper wird durch stärkere radiäre Stränge mit der die Kapselwand überziehenden dünnsten Protoplasmalage verbunden; an den Protoplasmafäden sitzen zahlreiche, in Eosin schwach färbbare Kügelchen und Körnchen, welche wohl als schlecht konservierte Plasmosomen oder als Trägersubstanz des Glykogens zu bezeichnen sind.

Die dünne, die Wandung der Zellhöhle auskleidende Protoplasmalage ist es nun, welche an Schnitten eine Kapsel vortäuscht, wie ich dies schon bei *Ampullaria* und *Haliotis* betont habe. Daß sie auch an in Alkohol konserviertem Material in situ bleibt, ist eben eine schon von Claparède betonte Eigentümlichkeit der Zellen im Molluskenknorpel gegenüber den Knorpelzellen der Wirbeltiere.

Auch an den dünnsten Schnitten läßt sich die Frage, ob man es hier nicht doch mit Kapseln, d. h. der Grundsubstanz zugehörigen, jüngsten Ablagerungszonen zu tun hat, nicht zweifellos entscheiden. Zerzupft man aber einen solchen Knorpel sorgfältig, nach vorangegangener Färbung in Delafields Hämatoxylingemisch, dann gelingt es, neben zahlreichen Zelltrümmern auch eine große Anzahl von eckigen Zellen mit einer Crusta-ähnlichen, als Membran oder Kapsel imponierenden Oberflächenlage zu isolieren.

Diese Zellen geben genau die Form der Zellhöhlen im Schnitt wieder. Hat man erst dieses eigentümliche Verhalten der isolierten Zellen erkannt, dann kann man auch an den Schnitten feinste spaltartige Räume zwischen Grundsubstanz und kapselartiger Zelloberfläche sehen und richtig deuten. Sie weisen darauf hin, daß eine dünne, oberflächliche Protoplasmalage sich doch von der Höhlenwand abgelöst hat und daß diese einer Crusta und nicht einer echten Knorpelkapsel entspricht.

Auffallend ist an diesem » Knorpel « die geringe Anzahl verdämmernder Zellen und damit zusammenhängend der Mangel an reichlicherer Zwickelbildung in der Grundsubstanz.

Loisel hat eine etwas abweichende Darstellung vom Bau dieses Stützgewebes bei *Buccinum* gegeben. Er faßt die ganze Intercellularsubstanz als gebildet von den verschmolzenen Zellmembranen auf, so daß ein Grundsubstanzbalken durch eine ideelle (in der Tat niemals sichtbare) Trennungslinie in zwei, den benachbarten Zellen zugehörige Umhüllungsmembranen zerlegbar gedacht werden müßte. In der Tat hat LOISEL aber die wirkliche Umhüllungsmembran der Zellen, die scheinbare Kapsel nicht gesehen, wie aus einem Vergleich seiner Fig. 23 und 24 mit meiner Fig. 29 hervorgeht.

Wie schon erwähnt, läßt sich an Präparaten, die mit DELAFIELDS Hämatoxylingemisch und Kongorot gefärbt sind, die »Kapsel« als dunkelgefärbte, jede Zelle vollkommen umhüllende, gleichmäßige Zone nachweisen, während die Zwischensubstanz ein zusammenhängendes Wabenwerk bildet, das sich mehr rötlich färbt. In meiner ersten, kurzen Beschreibung[1] habe ich dieses Wabenwerk ausschließlich als »perichondrales« Gewebe aufgefaßt, zu dem die Zellen keine genetischen Beziehungen haben sollten, ähnlich, wie dies in dem blasigen, chondroiden Stützgewebe in der Achillessehne vom Frosch der Fall ist. Dazu veranlaßte mich, der unmittelbare Zusammenhang der faserigen Oberflächenlage mit dem Wabenwerk, seine scharfe Abtrennung von den »Kapseln«, die ich irrtümlich für die von den Zellen erzeugte Circumcellularsubstanz hielt, sowie der anscheinend völlige Mangel an verdämmernden Zellen in diesem Wabenwerk. So schien mir die Zurechnung dieses Gewebes von *Buccinum* zum blasigen Stützgewebe vom chondroiden Typus gerechtfertigt, besonders im Gegensatz zu LOISEL, der das Gewebe vollkommen dem Knorpel der Wirbeltiere an die Seite stellte.

Durch die Untersuchung einer größeren Reihe ähnlicher Gewebe, besonders aber durch die Auffindung, wenn auch in diesem Falle sehr spärlicher verdämmernder Zellen, die einen Zuschuß zur Bildung des intercellulären Wabenwerkes liefern, sehe ich mich nunmehr veranlaßt, auch meinerseits das Gewebe vom typischen blasigen, chondroiden Stützgewebe zu trennen und näher zum Knorpelgewebe zu stellen.

Immerhin bleibt es von diesem durch Bau und Verhalten seiner Zellen, sowie durch den Chemismus deutlich unterscheidbar.

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie der »Knorpel« von *Buccinum* zeigt das analoge Gewebe von *Murex trunculus*, so daß die Fig. 29 auch zur Illustration des ersteren dienen kann. Nur zeigen die besser fixierten Zellen von *Murex* im Innern des Skeletstückes wieder sehr deutlich neben dem kugeligen, mit einer dicken Kernmembran, spärlichen Chromatinkörnchen und einem deutlichen Kernkörperchen versehenen Kern fast durchgehend eine ebenfalls kugelige, dichtere Protoplasmapartie (Fig. 29 *p*), von der erst die radiären, körnigen Fäden ausgehen. Sie entspricht wohl dem Protoplasmawölkchen der Zellen im *Haliotis*-Knorpel. Gelegentlich in ihr und um sie zu beobachtende basophile Körnchen deuten wieder auf den Beginn einer kataplastischen Veränderung der betreffenden Zelle.

---

[1] Über das vesikulöse Stützgewebe. Vorl. Mitt. Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 469.

Patella besitzt bekanntlich einen hochentwickelten, subradularen Stützapparat, indem sie nach den alten Angaben von CLAPARÈDE und den neueren von AMAUDRUT vier Paare von »Zungenknorpeln« aufweist: ein vorderes, ein hinteres und obere und untere Seitenknorpel.

GEDDES[1] beschreibt nur drei Paare; das vordere ist unter spitzem Winkel vorn auf kurze Strecke vereinigt. Diese Spitze ist nach abwärts gekrümmt und sehr weich, biegsam.

Auch GIBSON[2] schildert nur drei Knorpelpaare, indem er statt vier, nur zwei seitliche Knorpel erwähnt. Er macht auch über die histologische Struktur einige Bemerkungen: die Knorpel sind »von den gewöhnlichen Elementen zusammengesetzt«. Die Zellen sind groß und die Grundsubstanz (Zellwände) spärlich, so daß der Knorpel einen schwammigen Bau zeigt. Gegen das Perichondrium werden die Zellen kleiner.

WEGMANN[3] bildet die »Stützknorpel der Zunge« ab und unterscheidet mit den vorigen Autoren drei Paare von solchen, die großen mittleren, die vorderen und die hinteren. Die mittleren sind an ihren einander zugewandten Innenflächen concav und über diese Concavität spannt sich eine Art knorpeliger Membran.

Außerdem beschreibt er noch zwei Platten aus blasigem Stützgewebe im Oberkiefer; sie werden aus vorwiegend senkrecht zur Oberfläche gestellten »hornigen« Fasern gebildet. In den mittleren, dicksten Stellen findet man ein Gitterwerk von Fasern oder Balken, derart, daß ihr Bau vollkommen dem der Mundknorpel gleicht.

Nach Untersuchungen an Schnittserien durch den Kopf von *Patella* finde ich folgende, stets paarige, bald scharf, bald weniger scharf abgegrenzte »Knorpelstücke«: vordere basale, welche dem mächtigen Buccalganglion zur Stütze dienen, dann vordere laterale, welche je in ein oberes und unteres nicht scharf getrenntes Stück zerfallen, weiter mediale und endlich noch hintere laterale, welche in die vorderen lateralen eingelenkt sind.

Es ist nun sehr bemerkenswert, daß diese verschiedenen Skeletstücke große, histologische Verschiedenheiten unter sich aufweisen.

---

[1] On the mechanism of the Odontophore in certain Mollusca. Trans. Zool. Soc. London. Vol. X. 1879. p. 485.

[2] Anatomy and Physiology of *Patella vulgata*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. XXXII. 1885. S. 601.

[3] Notes sur l'organisation de la *Patella vulgata* L. Recueil Zool. Suisse. T. IV. 1887. p. 293.

Während die medialen am knorpelähnlichsten sind, folgen ihnen die hinteren lateralen, welche den Typus des *Haliotis*-Knorpels aufweisen. An sie schließen sich die übrigen an, welche vom Typus des *Paludina*-Knorpels bis zum blasigen Stützgewebe, zwischen dessen Zellen Muskelfasern einstrahlen (*Helix*, *Aplysia*) alle Übergänge aufweisen. An Querschnitten durch die hintere Bulbusgegend kann man in einem Gesichtsfelde bei etwa 100facher Vergrößerung drei verschiedene Knorpel sehen, welche ebenso vielen ontogenetischen Entwicklungsstadien und offenbar auch verschiedenen funktionellen Beanspruchungen entsprechen. Die oberen seitlichen entsprechen in ihrem feineren Bau, wie gesagt, etwa dem Gewebe bei *Paludina*; sie bestehen aus blasigen Zellen von ziemlich gleichmäßiger Größe, welche durch etwas dickere Scheidewände getrennt werden. An manchen Stellen dringen auch hier noch Muskelfasern zwischen diese Zellen ein. In noch viel reichlicherem Maße ist dies der Fall an einem nicht scharf von diesem Skeletstück getrennten und hinter ihm gelegenen, wie bei *Patella* überhaupt auch eine Reihe von Muskelansätzen reichliche Einlagerungen von blasigen Zellen zeigen.

Dieses blasige Gewebe in den Muskelansätzen, sowie in den genannten Skeletstücken, die einer schärferen Begrenzung durch ein »Perichondrium« ermangeln, färbt sich mit Pikrofuchsin intensiv rot, nimmt aus stark alkoholischen, wie stark verdünnter wässeriger Thioninlösung keine Farbe auf, ebensowenig aus saurer oder alkoholischer Methylenblaulösung.

Die hinteren seitlichen »Knorpelknollen« lassen bereits eine höhere Stufe der Entwicklung erkennen. Sie sind vollkommen frei von Muskeln, scharf begrenzt und ihre großen Zellen werden von stärkeren Scheidewänden getrennt, die dort, wo drei oder vier Zellen zusammen stoßen sich zu zwickelartigen Grundsubstanzbildungen verbreitern. Diese Scheidewände, sowie besonders die Zwickel färben sich deutlich metachromatisch mit stark verdünntem Thionin oder Safranin; aber auch mit stark alkoholischer Thionin- oder saurer Methylenblaulösung und zwar haltbar in 95%igem Alkohol, aber nur nach längerer Färbedauer. Sie färben sich auch stark mit Delafields Hämatoxylingemisch und Hämalaun, schwach mit der Berlinerblaumethode (Mörner) und nehmen aus Pikrofuchsin fast gar keine Farbe an.

Eigentümlich ist es, daß diesen Skeletstücken eine umhüllende Faserschicht an den medianen und einem Teil der lateralen Flächen fehlt und ersetzt erscheint durch eine Lage kleiner Blasenzellen, deren Scheidewände sich zwar auch metachromatisch mit Thionin oder

Safranin färben; dennoch macht die ganze Schicht, besonders bei schwacher Vergrößerung, wegen der dicht gedrängten Kerne mehr den Eindruck, als ob sie blau oder rot gefärbt wäre. Es liegt hier eine Einrichtung vor, welche bemerkenswerter Weise in Analogie steht mit den Gelenkflächen der Wirbeltierknorpel. Im Innern der Zellen findet sich um den nahezu regelmäßig wandständigen Kern ein Protoplasmahäufchen, von dem aus wieder ein weitmaschiges, spongiöses Netz von starren, drehrunden, in Thionin oder Safranin nicht färbbaren Fasern — ein Plastinnetz — an die Zellwand zieht. Diese Fäden sind mit Körnchen und Kügelchen, die oft zu Diplosomen oder kurzen Ketten und Häufchen gruppiert sind, also wohl schlecht konservierten Plastosomen entsprechen, besetzt, welche sich mit den genannten Farben nicht metachromatisch, sondern einfach blau oder rot färben. In den Maschen des Netzes finden sich an den in Orths Gemisch fixierten Objekten zahlreiche kleinere Tröpfchen oder einzelne große bis zu 40 μ messende und oft die ganze Zelle ausfüllende Kugeln von Glykogen; sie zeichnen sich durch eine große Widerstandsfähigkeit aus, indem sie sich auch bei wochenlangem Liegen in wässerigen Flüssigkeiten nicht lösen, offenbar infolge der genannten Fixierung.

In den Grundsubstanzzwickeln kann man wieder Zellen in den verschiedensten Stadien der Umwandlung zu Grundsubstanz sehen. Sie zeigen dann stets eine auffallende Vermehrung der färbbaren Körnchen ihres Plastinnetzes, welches sich aber dann, wie die Körnchen als Ganzes metachromatisch färbt, wie dies bei *Haliotis* ebenfalls beobachtet wurde. Die medialen, am Querschnitt halbmondförmig den Schlund umgebenden Stücke unterscheiden sich wieder wesentlich von den vorhergehenden, müssen als die am meisten knorpelähnlichen bezeichnet werden; und zwar nicht nur in färberischer, sondern auch in morphologischer Hinsicht.

Sie färben sich in maximal verdünnter Lösung von Thionin, Safranin usw. immer vor allen andern Skeletstücken und bei gleicher Färbedauer am stärksten. Auch alle übrigen basischen Farbstoffe, mit welcher sich hyaline Knorpelgrundsubstanz färbt, nehmen sie auf (Thionin in alkoholischer Lösung auch bei kurzdauernder Färbung alkoholecht; Toluidinblau in salzsaurer Lösung); sie färben sich stark mit saurem Orcein nach Unna-Taenzer und mit Mörners Berlinerblaumethode. Bringt man einen Schnitt durch den Bulbus von *Patella* mit einem solchen von *Haliotis*, *Ampullaria* und typischem Hyalinknorpel (Kehlkopfknorpel einer neugeborenen Katze nach Sublimatfixierung) in eine stark verdünnte und mit Salzsäure angesäuerte

Lösung von Methylenblau (med. cryst.), so sind die Knorpel der Katze nach wenigen Minuten blau gefärbt (mit Ausnahme der Appositionslagen), ebenso stark, aber metachromatisch die Mittelknorpel von *Patella*, während in den Seitenknorpeln nur die in Umwandlung begriffenen Zellen, diese aber intensiv blau gefärbt sind. In den Knorpeln von *Haliotis* sind nur diese Zellen, bei *Ampullaria* ist gar nichts gefärbt.

Alle diese Färbungen lassen nun an der verhältnismäßig spärlichen Grundsubstanz, welcher die großen und reichlichen Zwickelbildungen, wie sie z. B. im basalen Knorpelpaare von *Haliotis* beschrieben wurden, fehlen, deutlich eine Zusammensetzung aus einer, die Zelle unmittelbar umschließenden Kapselsubstanz (Fig. 31 *K*) und einer zusammenhängenden, ein Wabenwerk bildenden interkapsulären Substanz (*I*) erkennen.

Die Kapselsubstanz ist stellenweise breiter, als die interkapsuläre Scheidewand und färbt sich im allgemeinen stark mit den basischen Farbstoffen. In ausgezeichneter Weise tritt sie aber auch hervor mittels der Berlinerblaumethode von Mörner, mit saurem Orcein nach Unna-Taenzer, während in beiden Fällen die interkapsuläre Substanz farblos bleibt. Mit Mallorys Anilinblau-Orangemethode färbt sich die Kapselsubstanz blau, mit Pikrofuchsin lebhaft rot, während die interkapsuläre Substanz, besonders stark im letzten Falle die gelbe Komponente annimmt, sich also xanthophil erweist, wie harter Cyclostomenknorpel.

Aber auch morphologisch entspricht dieser Knorpel dem Flossenstrahlenknorpel von *Petromyzon fluv.* in seinen basalen Abschnitten (vgl. 1. Teil, Fig. 26). Gegen die Oberfläche, welche von einer ziemlich derben Faserschicht, wie von einem Perichondrium umschlossen wird, nehmen die Zellen immer mehr an Größe ab und flachere Formen an. Mit dieser Größenabnahme Hand in Hand geht das Verschwinden der Gliederung in der Grundsubstanz; letztere wird zu einfachen und basophilen Scheidewänden, wie im Flossenstrahlenknorpel gegen die Spitze oder beim jüngeren Tier; endlich die äußersten Zellen werden dort, wo das Wachstum stattfindet, von einfachen, dünnsten, oxyphilen Scheidewänden getrennt, wie an der wachsenden Spitze eines Flossenstrahlknorpels oder stellenweise an seiner Oberfläche (vgl. l. c. Fig. 14 *A*).

Aus dieser morphologischen und färberischen Übereinstimmung muß man auch auf eine solche in der Histogenese schließen, so daß wir im medialen Skeletstück von *Patella* ein Gewebe vor uns haben, daß eine weitgehende Ähnlichkeit mit einem Wirbeltierknorpel zeigt. Diese Tatsache ist um so auffallender, als es sich um ein im System verhältnismäßig tiefstehendes Tier handelt, woraus wieder der wichtige Satz zu entnehmen ist, daß für die graduelle Entwicklung einer Stützsubstanz nicht die phylogenetische Stellung des Tieres, sondern nur die Funktion maßgebend ist.

Bei aller Übereinstimmung dieses »Knorpels« von *Patella* mit dem Cyclostomenknorpel, müssen wir annehmen, daß eine chemische Verschiedenheit bestehen bleibt, — welche vielleicht in der auffallenden Metachromasie des *Patella*-Knorpels mit saurem Methylenblau seinen Ausdruck findet. Aber auch die Zellen zeigen ein von Knorpelzellen der Wirbeltiere verschiedenes, für die Schnecken charakteristisches Aussehen.

Sie sind auffallend klein, und vorwiegend von polyedrischer Gestalt. Nur da und dort findet man zwischen ihnen eine große Zelle von rundlicher Form (Fig. 30) eingeschaltet.

Der Zellkörper besteht aus spärlichen, grobnetzig angeordneten Plastinfäden, die in der normalen Zelle kaum färbbar sind; die Netzmaschen werden ganz von großen Glykogentropfen erfüllt. Am aufgehellten Schnitt erscheinen die Zellen wie leer, bis auf den kleinen, runden, stark färbbaren Kern.

Um so deutlicher treten wieder da und dort Zellen hervor, deren Inneres von Körnchen, Tröpfchen und Netzen erfüllt wird, die sich stark mit basischen und allen jenen Farben färben, welche auch die Kapselsubstanz hervortreten lassen.

Von solchen kataplastischen Zellen bis zu kleineren und größeren basophilen Grundsubstanzzwickeln (Fig. 30, 31 *ZW*) finden sich wieder alle Übergänge.

Besonders eigentümlich sind manche Zellen, von deren Wänden aus, ganz ähnlich, wie ich dies vom harten Knorpel der *Myxine* geschildert habe, halbkugelige Vortreibungen einer basophilen Substanz in den Zellraum vorragen, die solche Dimensionen annehmen können, daß sie, oft von mehreren Punkten einander entgegenwachsend, die Zellhöhle vollständig ausfüllen, so daß sie schließlich ebenfalls durch Grundsubstanz ersetzt erscheint.

Es handelt sich hier offenbar um ähnliche Vorgänge, wie sie bei *Haliotis* in viel ausgesprochenerer und leichter verständlicher Weise vorkommen und besprochen worden sind.

Zum Schlusse sollen noch kurz die subradularen Skeletstücke bei einem amphineuren Mollusk, bei *Chiton olivaceus* besprochen werden.

Die eigentümlichen morphologischen Verhältnisse, welche der Subradularknorpel bei diesem Tiere darbietet, sind schon von Lacaze-

Duthiers und neuerdings wieder von Amaudrut genau beschrieben worden, worüber im folgenden historischen Teil nachzusehen ist.

Der größte Teil der Knorpelbalken ist durch eine große Höhle bis auf eine derbe, fibrillär gebaute Hülle (Fig. 32 *OW*) verdrängt, welch letztere unmittelbar in den perichondralen Überzug und die fibrösen Stützbalken (bei *R'*) der knorpeligen Teile übergehen.

Nach Plate[1] sollen diese »Radulablasen« Luft oder Gas enthalten. Bei einer andern Art (*Acanthopleura*) sollen nach demselben Autor[2] die Radula- oder Zungenblasen, die er als Homologon der »Stützbalken« der Gastropodenradula erklärt und daher auch »Stützblasen« nennt, von eiweißhaltiger Flüssigkeit erfüllt sein.

Daß es sich um mit Flüssigkeit erfüllte Blasen handelt, war schon längst bekannt.

Schiff[3], dessen Angaben ich ihres historischen Interesses wegen hier folgen lasse, bemerkt dazu: »Middendorf[4] hat die Entdeckung gemacht und ich kann sie für *Chiton piceus* und *Ch. bruneus* vollkommen bestätigen, daß die Körper, welche ich hier Zungenknorpel nenne, bei den Chitonen kein Knorpel, sondern vollkommen geschlossene, mit einer Flüssigkeit angefüllte, hohle Blasen mit knorpeligen Wandungen sind. Ich finde diese Blasen . . . immer so prall von der Flüssigkeit ausgedehnt, daß die Blasen ganz hart erschienen und es unmöglich war, ehe man sie anschnitt, etwas andres, als solide, knorpelige Körper in ihnen zu vermuten« (S. 29).

Middendorf hat sie Bewegungsblasen genannt. »Mir scheinen diese Blasen aber nur eine Modifikation derselben Körper zu sein, welche schon von Cuvier[5] gelegentlich als »cartilages« bezeichnet wurden.« »Es ist freilich auffallend, daß Cuviers hierauf bezügliche Angaben nicht mit in die zweite Ausgabe seiner vergleichenden Anatomie aufgenommen sind. Troschel[6] hat diese Körper als trogähnliche Organe und später[7] als Zungenknorpel bezeichnet. Später, nach dem Erscheinen von Middendorfs Monographie haben sie Hancock und Embleton[8] bei Doris als »nuclei‘ aufgeführt. Huxley[9] hat sie von *Patella* ebenfalls als Blasen beschrieben, die aber keine Flüssigkeit, sondern eine weiche Masse enthalten. Die Hülle dieser Körper ist bei *Chiton piceus* ein wahrer Faserknorpel;

---

[1] Über den Bau des *Chiton aculeatus*. Sitzber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1895. S. 154. — Über die Buccalmuskulatur der Chitonen. 3. vorl. Mitt. Ebendort 1896. S. 68.

[2] Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. Suppl. 4. 1897.

[3] Beiträge zur Anatomie von *Chiton piceus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858. S. 12.

[4] Beitr. z. einer Malacozoologia Rossica. Mém. de l'Acad. de St.-Pétersbourg. T. VI. 1849.

[5] Mémoire sur le grand Buccin.

[6] Archiv f. Naturgesch. 1836. I. S. 259.

[7] Wiegmanns Arch. 1845. I. S. 207.

[8] Philosoph. Trans. 1852. II. S. 207.

[9] Ibidem. 1853. I. S. 57.

sie bildet eine dünne Membran aus festen, in verschiedener Richtung verlaufenden Fasern, deren zahlreiche Maschen durch Zellen ausgefüllt sind, diese Zellen haben nur eine undeutliche äußere Begrenzungswand und besitzen einen oder zwei Kerne mit deutlichem Kernkörper.«

Schiff gibt eine genaue Beschreibung der äußeren Form und erörtert die Funktion dieser »Fixierungsblasen«, wie er sie nennt, deren Tätigkeit er bei *Helix nemoralis* in vivo beobachtet hat.

Plate hat sich in seiner monographischen Bearbeitung der Chitonen wiederholt und eingehend mit Form, Inhalt und Bau der subradularen »Stützblasen« beschäftigt. Erstere ist die von länglichen, fast walzenförmigen, aber vorn und hinten zugespitzten Blasen. Betreffs des Inhaltes kommt er zu dem Schlusse, daß die Radulablasen im Leben mit Sicherheit eine eiweißhaltige Flüssigkeit enthalten. »Wahrscheinlich bergen sie außerdem noch ein Gas, so daß also ein elastisches Luftkissen der Radula als Stützpolster dienen würde.« Dazu bemerkt er sehr richtig, daß dieser Punkt jedoch erst durch die Untersuchung des lebenden Tieres entschieden werden könnte.

Was den feineren Bau anlangt, über den schon Lacaze Duthiers zutreffende Angaben gemacht hat, so enthalten nach Plate die Radulablasen in ihrer Wandung ein Stützelement, welches mit dem Chondroidgewebe, daß er früher[1] von den Geschlechtsorganen der Oncidien beschrieben hat, sehr große Ähnlichkeit hat und auch als solches bezeichnet werden kann. Er beschreibt die Verteilung dieses Gewebes genauer und die fibrilläre Struktur der stärkeren Septen.

Die Grundsubstanz durchzieht die »Chondroidplatte« in der Form zarter Lamellen, welche im ganzen vertical und horizontal verlaufen und auf Schnitten viereckige oder polygonale Felder begrenzen. Ein jedes solches Feld zerfällt wieder in eine Anzahl polygonaler, durch eine derbe Membran scharf begrenzter Chondroidzellen, deren Breite zwischen 15 und 30 μ schwankt.

Sie haben einen wasserklaren Inhalt und erst bei sehr starker Vergrößerung erkennt man ein sehr zartes weitmaschiges Netzwerk von Protoplasmafäden, welches von dem immer wandständigen, runden, granulierten und nicht besonders großen Kern ausstrahlt und sich durch den Zellsaft ausspannt. Ein sehr zarter Protoplasmabelag scheint die ganze Innenfläche der Membran zu bedecken. Die einander benachbarten Zellen legen sich mit ihren Membranen so eng aneinander, daß eine einheitliche Scheidewand entsteht. Zuweilen scheint es, als ob eine Zelle zwei Kerne enthielte; in solchen Fällen spannt sich aber eine feine, wie es scheint protoplasmatische Wand zwischen ihnen aus, welche vermutlich später in eine Membran sich verwandelt oder eine solche ausscheidet.

Ich selbst konnte mangels lebenden Materials die Frage nach dem Inhalt der eigentümlichen Knorpelblasen ebenfalls nicht entscheiden. Auf die Anwesenheit einer eiweißhaltigen Flüssigkeit deutet am fixierten Objekt das Vorhandensein eines feinfaserigkörnigen Gerinnsels in der Höhle. Offenbar besitzen diese Blasen aber eine wesentliche funktionelle Bedeutung, vielleicht für die Statik des schwimmenden Tieres.

---

[1] Vgl. Einleitung und geschichtlicher Teil dieser Abhandlung.

Die Innenfläche der Knorpelblasen wird ausgekleidet von einer einfachen Lage abgeplatteter Zellen (Fig. 32 *a*), welche teilweise flach, wie Endothelschüppchen erscheinen teilweise mit einem blasigen oder gekammerten, wie schaumigen Zelleib in das Innere vorragen.

Das nicht in die Höhlenbildung einbezogene Stützgewebe ist besonders längs der ganzen inneren Ränder der beiden Knorpelblasen erhalten, im vorderen Abschnitte auch an den äußeren (Fig. 32 *K*). Es schließt sich in seinem feineren Bau enge an den des Subradularknorpels von *Ampullaria,* besonders der inneren Keilschneiden dieses an.

Dementsprechend treten auch hier am Querschnitt stärkere, radiäre Stützbalken (Fig. 32 *rB*) von fibrillärem Bau hervor, welche von einer gleich gebauten, dicken, zellenlosen Oberflächenzone, welche die Skeletstücke wie eine Rinde umgibt, abgehen. Diese Rindenzone bildet auf lange Strecken allein die Blasenwand (Fig. 32 *OW*), streckenweise schließt sich an sie außen noch ein kleinblasiges Stützgewebe niedrigerer Kategorie an.

Zwischen den radiären Stützbalken, bzw. Lamellen finden sich die großblasigen, dünnwandigen Räume, welche von den Zellen (*B Z*) erfüllt werden. Die dünnen Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen besitzen ebenfalls eine fibrilläre Struktur und dürfen ebensowenig wie bei *Ampullaria* von enge aneinandergelagerten Zellmembranen entstanden gedacht werden.

Auch das färberische Verhalten dieser fibrillären Grundsubstanz ist ähnlich, wie bei *Ampullaria.* Das Gewebe färbt sich (an älterem Alkoholmaterial) mit maximal verdünntem Thionin kaum rötlich, dagegen lebhaft blau mit der Bindegewebsfärbung nach Mallory. Aus saurem Toluidinblau nimmt es keine Spur von Farbe an; wohl aber färbt sich damit der Inhalt von Schleimzellen im Hautepithel.

Überblicken wir kurz die wesentlichsten Punkte, welche die Untersuchungen der Radulastützen bei den Gastropoden ergeben haben, so sehen wir zunächst, daß sich eine für alle Arten dieser Tiergruppe gültige histologische Bezeichnung des Gewebes, welches die Radulastützen zusammensetzt, nicht aufstellen läßt. Wir sehen vielmehr, daß auch für die Wirbellosen das Gesetz von der gegenseitigen Substitutionsfähigkeit verschiedener Formen der Stützsubstanz Geltung hat.

Wie bei den Wirbeltieren gewisse Stützorgane, z. B. die Sclera, die Sesamknoten, die festeren Einlagerungen im Herzen bald aus blasigem Stützgewebe, bald aus Knorpel, bald aus Knochen bestehen können, so wird bei den Gastropoden der subradulare Stützapparat bei verschiedenen Arten aus recht verschiedenen Gewebeformen gebildet, die unter sich ähnliche graduelle Unterschiede aufweisen, wie die genannten Stützsubstanzen bei den Wirbeltieren.

Man muß somit jenen Autoren beistimmen, welche die allgemeine Bezeichnung »Zungen- oder Subradularknorpel« für diese Skeletstücke bei allen Mollusken als nicht zutreffend bezeichnen. Allerdings könnte man die seit alter Zeit eingebürgerte Bezeichnung in grob morphologisch-physikalischem Sinne bestehen lassen, etwa wie man heute noch von Lidknorpel, Knochen- oder Zahnknorpel spricht, obwohl man weiß, daß es sich in diesen Fällen nicht um Knorpelgewebe im histologischen Sinne handelt.

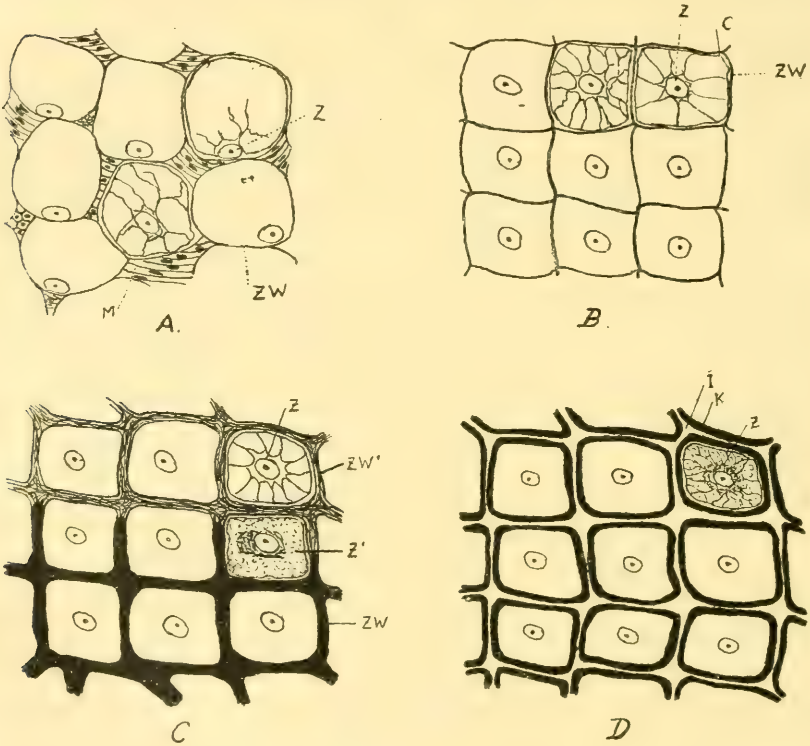
Einer wissenschaftlichen Betrachtung genügt jedoch eine solche generelle Bezeichnung nicht. Die histologische Untersuchung verhältnismäßig weniger Formen hat gezeigt, daß das subradulare Stützgewebe der Gastropoden eine fast geschlossene Reihe von durch unmerkliche Übergänge verbundenen Gewebeformen erkennen läßt.

Betrachtet man diese Reihe, deren wesentliche Formen — ausgenommen die von mir nicht untersuchten, nach Angabe der Autoren noch tiefer stehenden bei *Limax*, *Arion* und den Cephalopoden — ich in umstehender Textfigur (S. 328) schematisch dargestellt habe, so sieht man als niederste (A) ein sehr primitives, dem diffusen chordoiden Stützgewebe ähnliches Gewebe, das scheinbar nur aus dünnwandigen, großen Zellblasen besteht, zwischen welche Muskelfasern (M) eingeschaltet sind, wie wir es bei *Aplysia*, *Lymnaea*, *Helix* und *Planorbis* gesehen haben.

Als nächst höhere Form kann die in B dargestellte gelten, welche sehr dem kompakten chordoiden Stützgewebe ähnlich ist und bei *Pterotrachea*, teilweise auch bei *Planorbis*, *Patella* (in den Seitenknorpeln) usw. vorkommt.

Die Ähnlichkeit dieser Gewebe mit dem chordoiden ist aber nur eine oberflächliche; sie unterscheiden sich von ihm 1) durch die Unmöglichkeit, das subradulare Stützgewebe durch mechanische oder chemische Isolation in getrennte Zellen mit Membranen oder Kapseln zu zerlegen; bei solchen Versuchen lassen sich nur nackte Protoplasmakörper und Bruchstücke eines zusammenhängenden Fachwerkes isolieren. Die scheinbaren Zellmembranen (ZW) sind einheitliche Scheidewände; diese werden also nicht von dicht aneinandergepreßten Zellwänden gebildet, sondern sind stets zwei benachbarten Zellen gemeinsam. 2) Durch das Verhalten gegen 20%ige Salpetersäure, in welcher die Zellen des chordoiden Gewebes dieser Mollusken bis zur Unkenntlichkeit schrumpfen, während dies beim subradularen Stützgewebe nicht der Fall ist.

Den Übergang zur nächsthöheren Gewebeform bildet gleichsam das subradulare Stützgewebe von *Paludina,* bei dem, trotz der Dünnheit der Grundsubstanzscheidewände zuerst Verhältnisse auftreten, die an primitives Knorpelgewebe erinnern. Noch deutlicher wird dies, wenn durch Dickenzunahme der die Zellen trennenden Masse (C, *ZW*) am Durchschnitt Bilder von sich durchkreuzenden, oft architektonisch angeordneten Balken entstehen. Diese lassen meist eine deutlich fibrilläre Struktur (*ZW'*) und eine die Fibrillen verbindende basophile Kittsubstanz erkennen; noch wenig entwickelt bei *Chiton, Ampullaria,* deutlich bei *Haliotis*).



Textfig. *A—D.*
Schematische Darstellung der wichtigsten Formen des subradularen Stützgewebes bei Gastropoden (Erklärung im Text).

Die höchste Form (*D*) zeigt dann in mikromorphologischer, wie tinktorieller Hinsicht schon große Übereinstimmung mit Knorpelformen bei niederen Vertebraten. Diese äußert sich in einer Differenzierung der Grundsubstanz in Kapsel- (*K*) und interkapsulare Substanz

(*I*) von verschiedenem mikrochemischen Charakter, in der Umwandlung ganzer Zellen in Grundsubstanz, zum Teil unter Bildern, die auch beim Wirbeltierknorpel bekannt sind; in der Färbbarkeit mit den empfindlichsten, sogenannten specifischen Knorpelfärbemitteln, welche in den niederen Gruppen noch ganz fehlt, in der Gruppe *C* allmählich und zwar zunächst an den kataplastischen Zellen auftritt, während sie in der Gruppe *D* die Intercellularsubstanz betrifft; weiter in der Differenzierung oft auffallend verschiedener Formen dieses Gewebes, wie dies ja auch für das Knorpelgewebe charakteristisch ist. Wie dieses z. B. bei den Cyclostomen eine weiche, nur aus protochondraler Grundsubstanz und eine harte, aus Kapsel- und Intercapsularsubstanz bestehende Form erkennen läßt, sehen wir ein großzelliges Gewebe bei *Haliotis*, ein kleinzelliges, auffallend hartes bei *Buccinum* und *Murex*, ein mit Kapseln und interkapsulärer, xanthophiler Zwischensubstanz bei *Patella* usw.

Schließlich darf als Knorpelähnlichkeit dieses Gewebes auf die Abplattung der Zellen an der Oberfläche der Skeletstücke, die Umordnung der hier parallel zur Oberfläche angeordneten Fibrillen in eine radiäre Richtung in der Tiefe und die gelegentlich vorkommende Ausbildung von Gelenkflächen (*Patella*) hingewiesen werden.

Diesen Konvergenzen stehen aber auch einige sehr bemerkenswerte Unterschiede vom echten Knorpelgewebe gegenüber. Sie betreffen hauptsächlich den Chemismus der Grundsubstanz; letztere gibt beim Kochen keine erstarrende Gallerte und färbt sich bei *Patella* (Mittelknorpel) mit der sauren Methylenblaulösung nach Fr. C. Hansen metachromatisch. Ein andrer großer Unterschied betrifft die Zellen. Diese zeigen ein ausgesprochen radiäres Plastinfaserwerk und keine Retraktilität inAlkohol, geringe Loslösung in Fixierungsmitteln, welche Knorpelzellen von Wirbeltieren in ihrer Lage erhalten. Das Glykogen ist stets in Form größerer, gesonderter Tropfen enthalten, wie in den Chordazellen.

Wenn im Vorstehenden bei Betrachtung des subradulären Stützgewebes von einer »Reihe« gesprochen wurde, an derem einen Ende sehr chordaähnliche, an derem andern Ende sehr knorpelähnliche Gewebeformen stehen, so können wohl die »niederen« Formen (*B*, *C*) bis zu einem gewissen Grade als ontogenetische Vorstufen der »höheren« (*D*) betrachtet werden, aber die Reihe ist keine phylogenetische.

Die Ausbildung der Stützsubstanzen zu ihrer spezifischen Form erfolgt überall und bei allen Tieren unter dem unmittelbaren Einfluß der mechanischen Funktion und diese ist fast ebenso mannigfaltig, als es Tierformen gibt. Es heißt Wesen und Einfluß dieser Funktion vollkommen verkennen, wenn z. B. LUBOSCH[1] meint, daß der Druck, den der Körper eines Huhnes auf die Knorpel der unteren Extremitäten ausübt, derselbe ist, als wie beim Hund oder daß es für die Funktion gleichgültig ist, wenn bei der Eidechse im Knie hyaline Menisken liegen, beim Alligator fibröse. Im ersten Falle ist eben der Druck auf die Gelenkknorpel beim Hund ein vielfach so großer, als beim Huhn, was natürlich einen andern Bau bedingt; im letzteren Falle liegen die Dinge ähnlich, nur drückt sich LUBOSCH verkehrt aus: der hyaline Meniskus der Eidechse ist ebenso eine Folge der Funktion, wie der fibröse des Alligators. Ich hoffe, auf diese Dinge einmal im Zusammenhang eingehen zu können.

Hier möchte ich nur noch betonen, daß es nicht angeht, sich von dem »höheren« Standpunkt phylogenetischer Spekulation aus über die »rein deskriptiv-histologische« Darstellung hinwegzusetzen. Auf wie schwachen Füßen erstere ohne die letztere steht, das kommt Einem beim Lesen des gewiß sehr verdienstvollen, oben zitierten Buches von LUBOSCH immer wieder zum Bewußtsein. Ich will mich hier nicht in eine Kritik des Werkes einlassen, sondern nur ein paar Punkte von allgemeinerem Interesse berühren, die mit den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung in Beziehung stehen. Obwohl LUBOSCH selbst ganz richtig anerkennt, daß die Morphologie zu einer immer schärferen Sonderung der Formen führen wird, versucht er es doch gleichzeitig alle Unterschiede, die zwischen chordoidem, chondroidem und Knorpelgewebe nachgewiesen worden sind, auszulöschen, indem er den Begriff des Knorpels rein histologisch dahin definiert, daß alles Knorpel ist, was von Kapseln umschlossene Zellen enthält, »gleichgültig, wie geartet die Intercellularsubstanz ist, in der die Zellen liegen, gleichgültig auch, welches die chemische Reaktion der Kapseln selbst sein mag« (l. c. S. 39). Nach dieser Definition ist jede Fettzelle eine Knorpelzelle, da Kapsel und Membran, losgelöst von allem andern nicht als prinzipiell verschieden definiert werden kann.

Weiter meint LUBOSCH, »man darf das, was sich chemisch anders verhält, nicht aus dem Knorpelbegriff ausscheiden, wie es vielfach geschieht, wenn z. B. SCHAFFER ein Gewebe zwar physikalisch, aber nicht chemisch als Knorpel bezeichnet«.

Da kommt es eben auf den Begriff »Knorpel« an und der muß doch heute schärfer gefaßt werden, als vor Zeiten, wo man alles mögliche als Knorpel bezeichnet hat, was in seiner Konsistenz mit Rippen- oder Gelenkknorpel übereinstimmte.

---

[1] Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke. Eine morphologische und histogenetische Untersuchung. Jena. G. Fischer, 1910.

Auch die von mir[1] versuchte Trennung von Fettknorpelgewebe und Fettgewebe, versucht LUBOSCH zu verwischen.

Eine solche den Tatsachen widersprechende Fassung der Definition von »Knorpel« wird aber verständlich durch das Bestreben, eine für die höhere psylogenetische Auffassung des Knorpelgewebes höchst unangenehme Tatsache zu erklären, nämlich die, daß Knorpelgewebe auch unabhängig vom Skelet unter offenkundig mechanisch-funktionellem Einfluß entstehen kann. Um jeden auftretenden Knorpel von einem bereits vorhandenen, der als uralt vererbter Ahnenbesitz gelten muß, ableiten zu können, werden willkürlich stammesgeschichtliche Beziehungen zwischen den Stützsubstanzen konstruiert.

Was es mit diesen auf sich hat, wurde durch v. EBNER[2] erst unlängst klar auseinandergesetzt. Trotzdem ergibt eine genaue histologische Analyse der verschiedenen Formen der Stützsubstanzen und ihrer mechanischen Rolle, die sie im Tierkörper spielen eine aufsteigende Reihe von Gewebeformationen mit zunehmender Leistungsfähigkeit. Am Anfange steht aber nicht das Knorpelgewebe, das LUBOSCH[3] für das älteste Stützgewebe der Wirbeltiere hält, sondern das diffuse chordoide Stützgewebe; in seinen Elementen ist die einfachste Art der Umformung einer weichen, protoplasmatischen Zelle in eine stützende verkörpert und zwar durch Ausbildung einer, die Druckelastizität gewährleistenden, vom Exoplasma differenzierten Membran, die durch Turgordruck gespannt wird. Durch Summierung und festere Vereinigung solcher Zellblasen entsteht das kompakte, chordoide Stützgewebe, welches schon selbständige Skeletstücke bauen kann. Von dieser Form führt eine endlose Anzahl von Übergangsformen hinüber zum chondroiden Gewebe, das wieder durch ebenso zahlreiche und mannigfaltige Übergänge mit dem echten Knorpelgewebe verbunden ist. Dieses ist also die höchste Ausbildung einer Gewebeform, die im einfachsten Falle durch eine druckelastische, blasige Zelle vertreten wird.

Diese Reihe kann uns auch einen Fingerzeig geben, wie man sich die phylogenetische Entstehung des Knorpelgewebes denken könnte.

---

[1] Zur Histologie, Histogenese und phylogenetischen Bedeutung der Epiglottis. Anat. Hefte. Bd. XXXIII. 1907. S. 457.

[2] Über Gewebeentwicklung und Phylogenese. Verhdlgn. Anat. Ges. 25. Versammlung. Leipzig 1911. S. 3.

[3] Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung. Biolog. Centralblatt. Bd. XXIX. 1909. S. 738.

Wenn die Reihe aber trotzdem keine streng phylogenetische ist, d. h. wenn beim einzelnen Tier nicht immer jene Form aus dieser Reihe zur Entwicklung kommt, welche man nach der phyletischen Stellung des Tieres erwarten sollte, so hat dies seinen Grund darin, daß gerade bei diesen mechanischen Geweben das formbildende Prinzip der mechanischen Funktion von größerer Bedeutung ist, als die Stellung des Tieres im System.

Umgekehrt können wir auch sagen, daß Übereinstimmungen im Bau des Stützsubstanzen wohl auf Ähnlichkeit der Funktion deuten, aber durchaus nicht auf phylogenetische Verwandtschaft bezogen oder zur Feststellung einer solchen verwertet werden können. Nach der hier entwickelten Auffassung entfiele auch die Notwendigkeit der von Lubosch gemachten Annahme, daß gerade die Stützgewebe eine Ausnahme vom biogenetischen Gesetz machen müssen. Er wurde dazu wohl nur verleitet, weil er bei Wirbellosen kein andres Knorpelgewebe kannte, als das der Salpen und da nur die eine Form mit verästelten Zellen.

Nun haben aber diese Untersuchungen gezeigt, daß bei Mollusken[1] Stützgewebeformen vorkommen, welche recht gut als fixierte Stadien der ontogenetischen Entwicklung des Knorpelgewebes niederer Wirbeltiere betrachtet werden können.

Geschichtliches über den sogenannten Zungenknorpel der Mollusken. — Über die ältere Literatur kann ich, so weit sie nicht schon im Vorstehenden Berücksichtigung fand, teilweise hinweggehen, da die sorgfältigen Darstellungen von Claparède[2] und Loisel[3] eine ausführliche Analyse der betreffenden Arbeiten enthalten. Ich begnüge mich, jene Punkte hervorzuheben, welche mir in Hinsicht auf meine eigne Darstellung wichtig erscheinen.

Der Erste, welcher den Zungenknorpel mikroskopisch untersucht hat, ist nicht, wie Claparède meint, Lebert[4], sondern wie ich mit Loisel annehmen muß, Valenciennes, wenngleich seine Darstellung sehr mangelhaft ist. Er erwähnt bereits[5] den Knorpel im Rüssel von *Buccinum*; später[6] gibt er eine makroskopische Abbildung davon und eine ganz unzutreffende mikroskopische. Beide Abbildungen rühren aber bereits aus dem Jahre 1844 her. Er scheint die Zellgruppen als »große, hexagonale Zellen« aufgefaßt zu haben, »welche unregelmäßige, leicht polygonale Bläschen enthalten«.

---

[1] Die Besprechung des »Knorpelgewebes« andrer Wirbellosen soll den Inhalt der nächsten Mitteilung bilden.

[2] Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis*. Müllers Arch. 1857. S. 100—248.

[3] Les cartilages linguaux des Mollusques etc. Thèse des Paris 1893.

[4] Beobachtungen über die Mundorgane einiger Gasteropoden. Müllers Arch. 1846. S. 442.

[5] Recherches sur la structure et la nature du tissu élémentaire des cartilages. C. R. Acad. Sc. Paris. T. XIX. 1844.

[6] Recherches sur la structure du tissu élémentaire des cartilages des poissons et des mollusques. Arch. du Muséum. T. V. 1851. p. 505.

Lebert beschrieb dann den Zungenknorpel von *Buccinum* bereits als aus Zellen bestehend, die den Pflanzenzellen oder den kernhaltigen Zellen der Chorda dorsalis einiger Batrachierembryonen nicht unähnlich sein sollen. Auch die gruppenweise Zusammenstellung der Zellen hat er betont und ganz richtig bemerkt, daß sich zwischen den einzelnen Zellgruppen durchsichtige Intercellularsubstanz befindet.

Bei *Paludina vivipara* beschreibt Lebert »Knorpelknollen« von der Konsistenz der Chorda dorsalis oder des Embryonalknorpels. Sie bestehen aus sehr großen (12,5—20 μ) Kugeln, welche viel Ähnlichkeit mit Pflanzenzellen oder mit denen der Chorda dorsalis der Batrachier- und Fischembryonen zeigen und die durch eine hyaline Zwischenmasse miteinander verbunden sind. Von dieser ist an der Abbildung, welche nur teilweise sich überschneidende Blasen darstellt, allerdings nichts zu sehen.

Von Pulmonaten hat er den »Knorpel« bei *Limax* beschrieben; er findet ihn hier von milchweißer Farbe, »wie sie die Knorpel zeigen« und teils aus durchwobenen Muskelbündeln, teils aus Knorpelsubstanz bestehend. Letztere mehr in der oberen Lage, in welcher man deutlich ziemlich große Zellen mit Kern und Nucleolus sehen kann.

Haliotis soll nicht »wahren Knorpel«, sondern eine »knorpelähnliche Fasermasse« besitzen, »welche die Franzosen mit Unrecht als Faserknorpel bezeichnen«.

Einen Faserknorpel beschrieb auch Bergh[1] bei *Marsenina* und *Onchidiopsis*; er läßt das Gewebe aus ziemlich starken, verästelten und netzförmig verbundenen und in einander geschlungenen Fasern bestehen. Die Maschen des Gewebes sollen mit einer feinkörnigen Masse erfüllt sein und außerdem einige große Zellen enthalten.

Schon Claparède (l. c. S. 157 u. f.) hat mit Recht vermutet, daß hier eine Verwechslung der Zellwände mit Fasern vorliegt.

Lacaze-Duthiers[2] spricht bei *Dentalium* vom cartilage lingual, welche Bezeichnung er für den Träger des Kauapparates vorschlägt. Er hat auch bei *Chiton* einen ganz ähnlich gebauten und angeordneten Teil gefunden (s. o.), weshalb er ihn mit dem von *Dentalium* und den von zahlreichen Autoren, deren Angaben vorher besprochen werden, bei andern Schnecken beschriebenen, zusammengestellt.

Semper[3] hat die von Lebert in der Zunge beschriebenen Knorpelzellen für Querschnitte von Muskelfasern erklärt. »Diesen Irrtum hat L. später[4] selbst berichtigt.« Diese Berichtigung[1] war aber nichts andres, als ein Verfall in den von SEMPER selbst begangenen und später wieder gut gemachten Irrtum.

---

[1] Kgl. Danske Videnskab. Selskabs Afhdl. 5. R. III. Bd. Kjöbenhavn 1853.

[2] Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. Ann. Sc. Nat. zool. S. 4. T. VI. 1856. p. 254.

[3] Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII. 1856. S. 356.

[4] Recherches sur la formation des muscles dans les animaux vertébrés etc. Ann. Sc. Nat. S. 3. T. XIII. 1850. p. 169.

CLAPARÈDE[2] hat sich am eingehendsten mit dem Vorkommen und Bau der Zungenknorpel bei den Cephalophoren beschäftigt und zuerst auf verschiedene Arten des Gewebes bei den verschiedenen Familien hingewiesen. Über die Bedeutung des »Balkennetzes«, welches diese Knorpel am optischen oder wirklichen Durchschnitt zeigen, konnte CL. allerdings zu keiner sicheren Auffassung oder Anschauung kommen, da er nach der damals herrschenden SCHWANNschen Lehre jede Zelle von einer festeren Wandung (Membran) begrenzt und als Intercellularsubstanz nur eine zwischen diesen Membranen vorhandene, von ihnen unterscheidbare Masse auffassen zu müssen glaubte. So sagt er von der Knorpelsubstanz bei *Neritina*, bei der sie am meisten dem Froschknorpel gleichen soll — nur daß sie durch die Größe der Zellen viel zierlicher erscheine —, daß eine Intercellularsubstanz nicht oder nur so spärlich vorhanden sei, daß man kaum hier und da ein geringes Auseinanderweichen der starklichtbrechenden Zellwände sieht. »Die Scheidewände bilden alle zusammen ein Balkennetz, wo nirgends ein Balken doppelt oder der Länge nach gespalten erscheint.« Erst sekundär soll eine Spaltung in den Balken eintreten und dadurch jede Zelle eine von derjenigen der benachbarten Zelle mehr oder weniger deutlich abgegrenzte Membran bekommen. Zwischen den sich abrundenden Ecken der Zellen tritt hier und da eine geringe Menge von Zwischenzellensubstanz auf; in den meisten Fällen jedoch ist keine Spur derselben vorhanden und die Wandungen der Zellen bleiben enge miteinander verbunden. Auch bei *Cyclostoma elegans* sind die Wandungen der aneinander grenzenden Zellen innig miteinander verbunden, so daß es durch kein Mittel gelang, dieselben zu trennen. — Konzentrierte Kochsalzlösung, welche beim Knorpel der höheren Tiere eine Ablösung der Zellmembran von der sogenannten Kapsel herbeiführt, macht die Zellen nur durchsichtiger. — Für die Annahme einer Zwischenzellensubstanz oder einer sogenannten Knorpelkapsel scheint kein Grund vorhanden zu sein.

Bei *Pomatias maculatum* ist der Knorpelbau ganz derselbe; nur erreicht hier die Dicke zweier benachbarter und miteinander verwachsener Zellwände kaum 10 μ, so daß hier noch weniger an die Möglichkeit einer Grundsubstanz zu denken ist.

Ähnlich beschaffen sind die Knorpel von *Patella*, *Bythinia*; weiter, wie CLAPARÈDE nach der Abbildung von *Valenciennes* schließt, auch *Buccinum* und wahrscheinlich bei vielen andern Ctenobranchiaten.

Dieser schöne, einem Pflanzengewebe durchaus ähnelnde Knorpel wird nur bei den Gattungen gefunden, die keine einfachen Knorpelplatten, wie die Pulmonaten, sondern einen Knorpelapparat aus mehreren Stücken besitzen.

Eine zweite Knorpelform beschreibt er bei gewissen Pulmonaten, namentlich bei *Vitrina*. Die Wände der kleinen Zellen sind miteinander verschmolzen und besitzen nur eine unmeßbare Dicke, »so daß das Ganze mehr den Eindruck eines Epithelial- als[1] eines Knorpelgebildes macht.« Bei *Ancylus* soll diese Knorpelform, (die der von mir bei *Planorbis* beschriebenen zu entsprechen scheint), in die andre übergehen. Die dritte Knorpelform kommt bei vielen Pulmonaten, namentlich Heliceen vor. Hier ist eine mit zahlreichen Knorpelkörperchen besäte Grundsubstanz vorhanden. Bei vielen *Helix*-Arten, wie bei *H. pomatia*, *Pupa*, *Clausilia* usw. scheint die Grundsubstanz faserig zu sein. »Diese Knorpelform wird wahrscheinlich mit dem Gewebe übereinstimmen, was LEBERT bei *Haliotis* mit einem Faserknorpel verglich.«

---

[1] CLAPARÈDE versucht LEBERT von dieser »Berichtigung« reinzuwaschen (l. c. S. 240, Anm. 1). Doch sagt LEBERT an der zitierten Stelle ausdrücklich, daß man im Radulaträger auf den ersten Anblick eine Mischung von Blasen und Fasern zu sehen meint, daß davon aber keine Rede sei, indem das, was man für Blasen gehalten hat, nichts andres als Muskelquerschnitte seien.

[2] Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis*. MÜLLERS Arch. 1857. S. 109—248.

Aus der vorstehenden Beschreibung der Radulastützen von *Helix* und *Haliotis* sieht man, wie irrtümlich diese Annahme war.

SEMPER[2] gab später das Vorkommen von Knorpelzellen auch bei Pulmonaten zu, »wenngleich sich diese von echten Knorpelzellen noch weit genug entfernen«. Immerhin überwiegen die Muskelfasern bei den meisten Pulmonaten und bilden ausschließlich, ohne Spur von Knorpelzellen die Zunge bei *Limax*, *Sepia* und *Loligo*.« Bei *Aplysia* ist die Sonderung zwischen Knorpelmasse und Muskelfasern nicht sehr scharf, doch besteht die mittlere, oberflächliche Partie fast ganz aus reinen Knorpelzellen. Bei den Ctenobranchiaten nimmt die Knorpelmasse den größten oder mitunter den ganzen paarigen Teil ein. Bei *Buccinum*, *Turbo*, *Trochus*, *Murex*, *Siphonaria*, *Xanthina*, *Doris* ist dieser Knorpel gänzlich frei von allen eindringenden Muskelfasern. Bei *Xanthina bicolor* besteht er aus sechsseitigen Zellen, welche etwa $^3/_4'''$ lang und $^1/_{10}'''$ breit sind. Die Dicke der Knorpelplatte wird nur von einer einzigen solchen sechsseitigen Zelle gebildet. Bei *Ampullaria*, *Vaginulus*, *Lymnaeus*, *Planorbis*, *Helix*, *Bulimus* und *Arion* verteilen sich die einzelnen Knorpelzellen zwischen die Lücken in der Muskelmasse. Bei den letzteren Formen werden sie schon außerordentlich klein und verlieren viel von ihrer Knorpelnatur.

KEFERSTEIN[3] hielt — offenbar älteren Angaben folgend — bei *Chiton* und *Patella* die Zungenknorpel für hohl[4]. »Der mikroskopische Bau des Radulastützapparates rechtfertigt die Bezeichnung knorpelig vollständig, denn bei den Prosobranchien wenigstens besteht er aus großen, eckigen Zellen, die von einer oft sehr bedeutenden Interzellularsubstanz getrennt werden.« »Macht man einen feinen Schnitt von diesen Knorpeln, z. B. bei *Triton*, wo es der Größe und Konsistenz wegen leicht, so sieht man 0,05—0,1 mm große, rundliche, oder polygonale Zellen vor sich, die durch 0,002—0,004 mm dicke hyaline oder etwas streifige Wände voneinander getrennt werden; jede Zelle hat einen deutlichen Kern und einen feinkörnigen Inhalt und durch den Vergleich mit Pflanzenzellen im Beginne der Verholzung oder Knorpelzellen von Plagiostomen oder Embryonen hat man sie wirklich schon hinreichend beschrieben. Dem Rande zu werden die Zellen kleiner und da die Dicke der Zellenwand dieselbe bleibt, so ist hier die Festigkeit des Gewebes am größten.« —

---

[1] nicht »oder« wie LOISEL fälschlich anführt.

[2] Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858. S. 270—284.

[3] In BRONNS Klassen und Ordnungen, III. Malacozoa. 2. Abt. Leipzig und Heidelberg 1862. S. 945 u. f.

[4] Über diese Anschauung vgl. CLAPARÈDE, l. c. S. 125 und PLATE, Zool. Jahrb. Suppl. 4. 1897.

Der feinere Bau des Knorpels bei den Pulmonaten ist nicht so einfach, wie bei den Prosobranchien; »allerdings findet man leicht rundliche, 0,028 mm große Knorpelzellen, aber fast an allen Stellen sieht man zwischen sie Muskelfasern hinziehen, und eine Bildung von Kapselhäuten um die Zellen habe ich hier nie wahrgenommen«.

Boll[1] konnte im Zungenknorpel von *Neritina*, im Gegensatz zu Claparède, das Vorhandensein einer Intercellularsubstanz nicht bestätigen und findet die feinen, starren, glänzenden Wände zwischen den Zellen stets solide; »ebenso wenig läßt sich an den Knotenpunkten, an denen häufig vier Zellen zusammenstoßen, eine Spaltung derselben in vier Territorien, bedingt durch dazwischen vorhandene Intercellularsubstanz wahrnehmen. Dieselben erreichen zwar oft eine ansehnliche Dicke, bleiben aber stets kompakt. Die von Claparède gezeichnete Höhlung an diesen Stellen habe ich nie auch nur andeutungsweise gesehen. Auch gelingt es nie, z. B. durch Kalilauge, die einzelnen, den Knorpel zusammensetzenden Zellenterritorien zu isolieren, wie es z. B. bei dem Sklerotikalknorpel der Cephalopoden möglich ist.«

Boll hat auch den »Zungenknorpel« bei *Pterotrachea coron.* näher untersucht und darauf hingewiesen, daß Huxley[2] schon bei *Firoloides Desm.* die Ähnlichkeit dieses Gewebes mit dem Knorpel erkannt hat. »F. E. Schulze hat es im Mantel von Ascidien beschrieben.« »Die Hauptmasse des Zungenknorpels ist aus sehr großblasigen Zellräumen zusammengesetzt, welche durch feine, harte, glänzende und starre, deutlich längsgestreifte Scheidewände getrennt sind, deren Längsstreifung auf die Entstehung derselben aus der Verschmelzung feiner auf der Oberfläche abgelagerter Membranen mit denen der benachbarten Zellen hinweist. Was das Vorkommen einer Grundsubstanz zwischen den Zellen anlangt, scheint das Gewebe mit dem der Zungenknorpel von *Neritina* ganz identisch.«

Joyeux-Laffuie[3] beschreibt bei *Oncidium* einen Cartilage de support und einen Cartilage producteur de la radula. Letzterer ist weißlich, perlmutterartig und gleicht an dünnen Durchschnitten sehr einem Wirbeltierfaserknorpel. Die Grundsubstanz ist faserig und umschließt eine Anzahl verschieden großer Zellen. Diese sind ovoid, alle gleich gerichtet und besitzen einen mit Pikrocarmin stark färbbaren Kern. Die Stützknorpel zeigen beiläufig denselben Bau, doch ist die Grundsubstanz noch faseriger, weniger widerstandsfähiger und die Knorpelzellen sind viel größer.

Wegmann[4] beschreibt eingehend die »Mundknorpel« von *Haliotis*, ihre Form und gegenseitige Beziehung. Betreffs ihres histologischen Baues findet er nichts Unzutreffendes, wenn man das Gewebe als »Faserknorpel« bezeichnet

---

[1] Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. mikr. Anat. Supplement 1. 1869.

[2] On the morphology of Cephalous Mollusca. Transact. R. soc. London 1853. Vol. I. p. 31.

[3] Organisation et développement de l'Oncidie. Arch. Zool. expér. et gén. T. X. 1882. p. 251.

[4] Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides. Arch. zool. expér. (2) T. II. 1884. p. 296 u. f.

(vgl. oben Lebert), da es aus einem dichten Flechtwerk von Balken besteht, die jedermann als knorpelig bezeichnen wird. In den Lücken zwischen den Balken sind vollkommen deutliche Zellen, mit einem sehr großen Protoplasmakörper, deutlichem Kernkörperchen enthalten. Bei Essigsäure ziehen sich die Zellen zusammen; mit Pikrocarmin oder Alauncarmin färben sich die Kerne stark. Durch die großen Zellen wird die Ähnlichkeit dieses Gewebes mit echtem Knorpel sehr erhöht und wahrscheinlich wird auch das Studium der Histogenese die große Ähnlichkeit zwischen beiden Geweben erweisen. Bei genügender Vergrößerung sieht man, daß die knorpeligen Balken aus konzentrischen Lagen um die Zellen gebildet sind und man hat den Eindruck, daß die Zellen Schicht für Schicht zwischen sich ablagern und gleichzeitig immer mehr an Größe abnehmen. Auch die Teilungsweise dieser Zellen erinnert sehr an echten Knorpel. Oft findet man Gruppen von zwei, drei und vier, nur durch sehr dünne Scheidewände getrennten Zellen, gegen die Nachbarschaft durch sehr dicke und starke Wände abgeschieden. Die ganze Anordnung bestärkt einen in der Ansicht, daß es sich um eine Anzahl von Tochterzellen handelt, die durch Teilung einer großen Mutterzelle entstanden ist.

Wie ich oben gezeigt habe, gibt diese Darstellung, sowie die Fig. 5, Taf. XVI, des Autors nicht das allgemeine Bild dieses Gewebes, sondern entspricht nur dem Verhalten an einzelnen Stellen.

Leydig[1] hat zuerst betont, daß bei *Paludina vivipara* kein Gewebe mit den mikroskopischen Elementen des Knorpels vorkommt. Später[2] bezeichnet er die »Schlundkopfknorpel« der Gastropoden als geweblich verwandt mit der Chorda dorsalis, die er, wie schon erwähnt wurde, teils zum Zellenknorpel, teils zum zellig-blasigen Bindegewebe rechnete. Leydig hat diese Skeletstücke bei *Ancylus lacustris* und *Lymnaeus stagnalis* untersucht. Am lebenden Tier sind die Knorpelstücke, deren er bei *Ancylus* drei unterscheidet (zwei seitliche und ein unterhalb der Radula herziehendes mittleres) von schön rosenroter diffuser Färbung. Die einzelnen »Knorpel« besitzen eine abschließende homogene Grenzhaut. Die Knorpelzellen haben vieles mit den Chordazellen der Larven von *Triton* und *Salamander* gemeinsam. Sie sind sehr groß und der Hauptteil ihres Körpers besteht aus heller gallertiger homogener Substanz.

Ähnlich bei *Lymnaeus*; »die cuticularen Begrenzungen der Zellen erzeugen ein Fachwerk . . . wandständig zieht sich eine Strecke weit ein körniges, einen runden Kern umschließendes Protoplasma her«. Die Abbildung, welche Leydig von einer Gruppe von Zellen des Schlundkopfknorpels von *Lymnaeus stagn.* gibt (Fig. 24), zeigt große, blasige Zellen, welche in einer Ecke eine körnige Protoplasmamasse mit Kern besitzen. Wenn Leydig die scheinbaren Membranen der Zellen als »Fachwerk« bezeichnet, um das es sich in der Tat handelt, so verbindet er damit nicht die richtige Vorstellung; denn er bezeichnet hier auch die Membranen der Chorda dorsalis von einer Salamanderlarve (Fig. 35) so. Leydig ließ sich nämlich durch die bekannte Auffassung Göttes[3] bestimmen, das Fachwerk der Chordagallerte ,»welches ursprünglich durch die aneinanderstoßenden Umhüllungen der Zellen erzeugt wurde«, nicht für den einzelnen Zellenraum abgeschlossen, sondern da und dort durchbrochen zu betrachten, »wodurch eben ein zusammenhängendes Maschen- und Blätterwesen daraus hervorgeht«.

---

[1] Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. II. 1850. S. 190.

[2] Zelle und Gewebe. Neue Beitr. zur Histologie des Tierkörpers. Bonn 1885.

[3] Arch. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.

Bergh[1] gibt eine genaue Beschreibung der äußeren Gestalt der »mächtigen Schlundkopf- oder Zungenknorpel« bei *Titiscania.* Sie sind vorn durch ein kleines selbständiges Knorpelstück verbunden und bestehen aus einem größeren vorderen und einem kleineren hinteren Stücke, die sich nicht leicht voneinander lösen lassen. »Die Knorpel waren vom gewöhnlichen (fibro-cartilaginösen) netzartigen Bau mit stärkeren quergehenden Balken und mit eingelagerten Zellen und Zellgruppen.« Ebenso wird der Bau des Knorpels von *Nerita peloronta* geschildert.

Plate[2] verwahrt sich gegen die Auffassung jener Autoren, welche den Stützbalken der Radula eine knorpelige Natur zuschreiben. Neben Claparède und Keferstein führt er noch an: Sicard[3], welcher für *Zonites algirus* angibt, daß sich dieser Apparat aus einem knorpeligen Grundteil zusammensetzt; Lacaze-Duthiers[4], welcher bei *Testacella haliotidea* echte Knorpelzellen erwähnt und Gartenauer[5], der bei *Helix, Arion, Limax* von einer »knorpeligen Platte der Zunge« spricht.

Plate selbst will es nicht gelingen, Knorpelzellen bei *Daudebardia rufa* und *Testacella* nachzuweisen und er hält die Sempersche Darstellung, wenigstens für diese Arten, für allein zutreffend. Immerhin beschreibt er in den vorwiegend aus radiär gerichteten Quermuskeln und im vorderen Teil aus beigemengten Längsmuskeln bestehenden Stützbalken, »dort, wo die Längsmuskeln in Bündeln zusammenliegen kleine, blasse, rundliche Zellen zerstreut zwischen diesen. Es sind offenbar Bindegewebszellen, denn zugunsten ihrer knorpeligen Natur vermag ich nichts anzuführen; es fehlt jede sie umhüllende Intercellularsubstanz«.

Die Zeichnung, welche Plate von diesen Zellen gibt, ist zu schematisch, um eine richtige Darstellung über ihre wahre Form zu ermöglichen; jedenfalls war er im Recht, diesem Gewebe einen knorpeligen Charakter abzusprechen, da es sich offenbar um ähnliche Verhältnisse, wie etwa bei *Arion* oder *Limax* handelt. Auch gegen die Bezeichnung des Stützapparates bei *Dentalium* als eines knorpeligen wendet sich Plate[6]. Er gibt eine Beschreibung des Gewebes, aus der hervorgeht, daß es sich wesentlich um ähnliche Verhältnisse, wie in den »Seitenknorpeln« bei *Patella* handelt. Außer dem Protoplasma beschreibt er in den Zellen eine im lebenden Zustande homogene, wasserklare Masse, die konserviert zuweilen äußerst feinkörnig erscheint. Dieselbe ist fest, d. h. keine Flüssigkeit, indem sie an angeschnittenen Stellen nicht ausläuft.

---

[1] Die Titiskanien. Morph. Jahrb. Bd. XVI. 1890.

[2] Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. I. Die Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella.* Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. IV. 1891. S. 534.

[3] Ann. Sc. Nat. Zool. S. VI. T. 1. 1874.

[4] Arch. Zool. expér. S. VI. T. 5. 1887. (Die angezogene Stelle lautet: Der Radulaknorpel, am Durchschnitt ein nach oben offener Halbmond, wird von Muskelfasern gebildet, welche ungefähr senkrecht zur Oberfläche stehen und zwischen denen, besonders an den beiden Enden sich spindelförmige Nester von Knorpelzellen befinden. Diese bedecken seine ganze obere und untere Fläche und bilden auf der ersteren einen Wulst. 1888. S. 459—596.)

[5] Über den Darmkanal einiger einheimischen Gastropoden. Diss. Straßburg i. E. 1875.

[6] Über den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. Bd. V. 1892. S. 311 u. f.

Ich vermute, daß es sich um Glykogen handelt; daher kann ich die Vorstellung PLATEs, als ob das Gewebe dieser Substanz seine Elastizität verdanke oder als ob diese Substanz selbst knorpelartiger Natur wäre, nur als irrig bezeichnen. Die Elastizität verdankt das Gewebe ausschließlich dem Fachwerk der Grundsubstanz und allenfalls den Ectoplasmen der Zellen, welche durch den Turgordruck gespannt erhalten bleiben und diesen Druck auf ihre Höhlen übertragen. Die Knorpelähnlichkeit dieses Gewebes ist bereits eine so große, daß der Ausdruck »Zungenknorpel« wesentlich weniger ungerechtfertigt erscheint, als bei den Pulmonaten. Es geht daher auch nicht an, bei der Charakterisierung dieses Gewebes einfach von »mehr oder weniger dickwandigen Bindegewebszellen« zu sprechen, da es sich nicht um solche, sondern um ein mehr oder weniger stark entwickeltes, einheitliches intercellulares Fachwerk handelt, wie es ja auch die Fig. 9 von PLATE zeigt.

Dagegen nähert sich PLATE schon sehr meiner Auffassung, wenn er später[1] dieses Gewebe bei *Dentalium* und den Prosobranchiern als Chondroidgewebe bezeichnet, das physiologisch vollständig dem Knorpelgewebe gleicht, in dem es wie dieses feste und dabei doch elastische Gewebspartien erzeugt. Wenn er es aber anderseits nur als eine Modifikation des zellig-blasigen Bindegewebes hinstellt, die vom Knorpelgewebe total verschieden ist, so muß ich dem entgegenhalten, was ich in den vorstehenden Kapiteln zu zeigen versucht habe, nämlich daß das chondroide Stützgewebe vom zellig-blasigen prinzipiell verschieden ist, während es sich in seinen höchsten Formen bei den Gastropoden dem Knorpelgewebe so weit nähert, daß eine Unterscheidung — histologisch wenigstens — nur in unwesentlichen Punkten begründet werden kann.

Während PLATE den Gewebetypus des Radulaträgers bei *Dentalium* als bindegewebigen, bei *Daudebardia* und *Testacella* als muskulösen bezeichnet, beschreibt er einen dritten, den gemischten bei den Oncidiiden. Hier sind die Bindegewebszellen zwischen den Muskeln viel mächtiger und zahlreicher entwickelt und erfüllen als große, polygonale Blasen die Zwischenräume zwischen den Muskelfasern. »Sie scheinen im Innern von einer wasserklaren Flüssigkeit oder Gallerte erfüllt zu sein. Die Zellmembranen sind zart, aber doch sehr deutlich. Der runde oder ovale Kern schmiegt sich der Membran eng an.«

Also ein Typus, ähnlich wie bei *Helix*.

Eine sehr eingehende Untersuchung der Radulastützen bei den Mollusken verdanken wir LOISEL[2]. Er sondert nach dem feineren Bau der sogenannten Zungenknorpel die Mollusken in zwei große Gruppen: solche, bei denen die Stützorgane der Radula (Pièces de soutien, welche Bezeichnung er an Stelle der unzutreffenden »Zungenknorpel« vorschlägt) aus Muskeln und meist blasig umgewandelten Bindegewebszellen bestehen (Pulmonaten, gewisse Nudibranchiaten, Cephalopoden) und solche, bei denen sie aus wirklichen Knorpelzellen allein gebildet sind, als deren Typus er *Buccinum* bespricht. Beide Formen scheinen durch Übergänge verbunden, wie sie z. B. bei *Planorbis* und *Paludina* gefunden werden.

---

[1] Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. 2. Die Oncidiiden. Zool. Jahrb. Bd. VII. 1894. Abt. f. Anat. S. 144.

[2] l. c. Dieser Hauptarbeit gingen eine Reihe kleinerer Mitteilungen voraus, die ich der Vollständigkeit wegen anführe: Sur l'appareil musculaire de la radula chez les *Helix*. C. R. Soc. Biol. Paris (9) T. IV. p. 884 und Journ. Anat. Anat. Phys. An. 28. 1892. p. 567. — Les cartilages linguaux et le tissu cartilagineux chez les Gastéropodes. — C. R. Soc. Biol. Paris (9) T. V. 1893. p. 193. — Les pièces de soutien de la radula chez les Céphalopodes et les tissus cartilalagineux des Mollusques. Ebendort S. 244.

Von besonderem Interesse scheint mir, daß Loisel in der ersten Gruppe eine nahezu kontinuierliche Reihenfolge von sehr primitiven Zuständen bis zu sehr knorpelähnlichen aufstellen konnte, denen auch in mechanisch funktionellem Sinne eine zunehmende Widerstandsfähigkeit der Radulastützen entsprechen muß. Während bei den, von diesem Standpunkte aus betrachtet, niedrigsten Formen (*Arion*, *Limax*) die Zellen zwischen den Muskelfasern rein protoplasmatischer Natur und ohne irgendeine Oberflächendifferenzierung, also nackt sein sollen, ja ihre Grenzen oft so wenig erkennen lassen, daß zwischen den Muskelfasern Säulen von Protoplasma mit eingestreuten Kernen erscheinen, treten bei *Helix aspersa*, *Lymnaea* u. a. an einzelnen Zellen resistentere Oberflächenschichten in Form eines verdichteten Exoplasmas auf, welches sich bei *Helix pomatia* bereits an allen Zellen findet, während gleichzeitig der protoplasmatische Charakter der Zellen fast ganz verloren gegangen ist.

Schon bei *H. pomatia* sollen an einzelnen Zellen an Stelle des verdichteten Exoplasmas Membranen auftreten; das ist dann durchgehends der Fall bei *Planorbis* und *Paludina*, während gleichzeitig die Muskelfasern zurücktreten und fast ganz verschwinden.

Diese Darstellung könnte den Eindruck erwecken, als ob die Scheidewände zwischen den blasigen Zellen aus fest aneinander gepreßten Membranen bestünden, ähnlich wie bei der Chorda dorsalis. In der Tat habe ich, bevor ich selbst die Sache gründlich untersucht hatte, unter diesem Eindrucke das blasige Stützgewebe im Radulaträger mancher Mollusken für ein chordoides gehalten[1].

Aber auch die Schilderung, welche Loisel vom knorpelartigen Gewebe bei *Buccinum* gibt, bedarf in einigen Punkten der Richtigstellung, wie ich schon oben gezeigt habe.

Nach Mazzarelli[2] liegt bei *Aplysia* neben dem Mund jederseits im Bindegewebe ein Lippenknorpel, welcher dem der Prosobranchier entspricht und aus einzelnen kleinkernigen bläschenförmigen Zellen mit spärlicher Zwischensubstanz (ohne Bildung von Kapseln) besteht.

Paravicini[3] gibt eine sehr genaue Beschreibung der Form der Zungenknorpel von *Helix*. Was den histologischen Bau dieses »Zungenknorpels« anlangt, so macht P. aufmerksam, daß Vogt und Yung ohne weiteres die Anschauung Sempers angenommen und den »Zungenknorpel« einfach für Muskulatur gehalten haben. Dagegen wurde er schon von Cuvier, Joyeux Lafine (statt Laffuie) Malard, Moquin-Tandon, Lacaze-Duthiers, Sicard für Knorpel gehalten.

---

[1] Anat. Anz. Bd. XXIII. 1903. S. 467.

[2] Monografia delle Aplysiidae del Golfo di Napoli. Mem. Soc. Ital. Sc. (dei XL) (3) T. IX. 1893.

[3] Ricerche anatomiche ed istologiche sul bulbo faringeo dell'*Helix pomatia* L. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino. T. XI. 1896. p. 1—42.

Loisel und Lacaze-Duthiers haben dann erkannt, daß er aus zwei Teilen, einem blasig-zelligen und einem muskulösen besteht.

»Zahlreiche blasige Zellen erfüllen die Räume zwischen den Muskelbündeln; sie sind kleiner im oberen, größer im unteren Teil und sind, entgegen Loisel, am Rand des Zungenknorpels etwas zahlreicher, als im Innern. Ihre Form ist polyedrisch, wird aber in den unteren Teilen unregelmäßig. Ihr Inhalt ist klar, kaum färbbar. Manchmal ist die ganze Zelle von Körnchen erfüllt, manchmal finden sich solche nur um den Kern. Dieser besitzt eine rundliche Form, deutliche Kernmembran und liegt meist der Zellwand an. Eine Zellmembran fehlt in der Regel. Der »Zungenknorpel« ist nur ein muskulöses Stützorgan der Radula, in welchem infolge dieser Funktion die Muskelfasern gegenüber den blasigen Zellen zurücktreten. Paravicini findet die Zurechnung dieses Gewebes zum Zell- oder Faserknorpel ungerechtfertigt.

Das morphologische Verhalten der Radulastützen ist in ausgezeichneter Weise von Amaudrut[1] beschrieben worden. Er spricht schlechtweg von Knorpel, bei den Pulmonaten so gut, wie bei *Haliotis, Chiton* oder *Cypraea,* ohne sich auf eine histologische Begründung dieser Bezeichnung einzulassen. Immerhin macht Amaudrut gelegentlich auch histologische Angaben, von denen besonders die über *Chiton, Nerita* und *Cypraea* von Interesse sind. Bei *Chiton* besteht der Stützapparat aus zwei nach hinten auseinander weichenden Schenkeln, deren jeder einen cylindrischen Grundteil besitzt, der milchweiß, weich und wenig druckfest erscheint. Vorn zeigt jeder Schenkel eine seitliche, flügelartige Verbreiterung von gelblicher Farbe und größerer Festigkeit. Nach hinten spitzt sich jeder Schenkel zu und wird von einem hufeisenförmigen Stück festen, gelblichen Knorpels umschlossen. Am Querschnitt besteht ein solcher Schenkel aus einer dicken Rinde, welche einen Hohlraum umschließt und an ihrer Innenfläche von einer schmalen körnigen Zone belegt erscheint. Die gelblichen Knorpelstücke hingegen zeigen die gewöhnliche Struktur des Knorpels bei niederen Mollusken d. h. von einer festeren Rindenzone umschlossen ein Fasernetz mit blasigen Zellen in den Maschenräumen. Ein ebenso gebautes flaches Knorpelstück findet sich vorn unter der elastischen Membran, mit dieser fest verbunden und durch einen Spaltraum von den unterliegenden, weißen vorderen Knorpelstücken getrennt. Letztere bestehen hier an der Innenseite teilweise noch aus großblasigen Zellen, welche in eine körnige Masse übergehen.

Bei *Nerita* und *Navicella* besitzt der fehr feste Knorpel eine dicke Rindenzone, welche den großblasigen Inhalt umschließt und aus einer homogenen Substanz besteht, die da und dort Reihen länglicher Zellen in ihrer Mitte eingeschlossen zeigt. Das Innere wird am Querschnitt durch eine Reihe stärkerer radiärer und einer diese verbindenden Mittelbalken in größere Felder geteilt. Diese tektonische Anordnung scheint wesentlich für die Festigkeit des Knorpels zu sein.

Auch bei *Turbo* und *Trochus* besitzt der Knorpel eine feste Rindenzone.

Bei *Cypraea erronens* sind die sichelförmigen Knorpel von einer glänzenden Weiße und erinnern in ihrer Härte an die von *Nerita.* Sie besitzen eine strukturlose, homogene Rindenzone, welche große Knorpelzellen ohne Spur von Fasern umschließt. Diese Zellen sind polyedrisch, größer in der Mitte als am Rande und voneinander durch eine dicke Schicht von Knorpelsubstanz getrennt. Sie scheinen nach Amaudrut weder Kern noch Protoplasma zu besitzen, was dem Schnitte das Aussehen eines Sklerenchymbündels gibt. Bei *Nerita*, deren Knorpel ebenfalls sehr reich an Grundsubstanz ist, sieht man Kern und Protoplasma noch deutlich. Die andern Knorpel, der obere und untere Seitenknorpel bestehen scheinbar aus einer körnigen Grundsubstanz; bei stärkerer Vergrößerung sieht man aber großkernige Zellen mit homogenem Protoplasma und einer sehr zarten Membran. An gewissen Stellen wird die Membran dicker, wodurch die Zellen denen des Vorderknorpels ähnlich werden.

---

[1] La partie antérieure du tube digestif etc. Ann. Sc. Nat. S. 8. Zool. T. VII. 1898. p. 1—291.

Simroth[1] tritt gegen Plate für die Beibehaltung der Bezeichnung »Knorpel« für die Radulastützen ein. »Der Name deutet auf Konsistenz und physiologischen Wert. So gut, wie man etwa den Ausdruck »Sehne« ohne den Vorwurf histologischer Konfusion bei Wirbeltieren und Arthropoden gleichermaßen anwendet, so gut wird man auch den Molluskenknorpel beibehalten können, zumal man selbst bei Wirbeltieren verschiedene Arten hat.« Über die Zwischensubstanz des »Radulaknorpels« teilt auch Simroth die gang und gäbe, unklare Auffassung; einmal rechnet er sie zu den Intercellularsubstanzen, »die sich freilich oft auf besonders derbe Zellmembranen beschränkt«. Dementsprechend läßt er ein andres Mal — bei der Besprechung des *Dentalium*-Knorpels — den Knorpel lediglich aus Zellen sich aufbauen. »Sie sind dickwandig, mit wenig Protoplasma und einem Kern. Im übrigen sind sie zum größten Teile mit einer hyalinen Substanz erfüllt, welche Plate für fest hält (wie mir scheint, ohne besondere Argumente). Das Gewebe gleicht mehr einem vegetabilischen Parenchym oder der Chorda dorsalis der Vertebraten« (S. 409).

Creighton[2] hebt hervor, daß bei *Patella* Glykogen nirgends sehr hervortretend ist, außer in dem pyramidenförmigen Knorpelpaar unter der Zunge, in dem es grade so vorkommt, wie bei den Säugetieren.

Hescheler[3] bemerkt betreffs der Mundknorpel kurz und treffend, daß es sich im allgemeinen nicht um echten Knorpel, sondern um ein Gewebe handelt, das eine Zwischenstufe zwischen blasig-zelligen Bindegewebe und echtem Knorpelgewebe einnimmt, dem Muskelfasern in wechselnder Menge (sie können auch fehlen) beigemengt sind.

Nach Seibold[4] sollen die Zellen der beiden Zungenknorpel von *Vitrella* Pigment enthalten.

Ich habe zuletzt auf Grund vergleichender Untersuchungen[5] des subradularen Stützgewebes die Meinung ausgesprochen, daß man den Ausdruck »Mundknorpel« nur in rein mechanisch-morphologischem Sinne beibehalten könnte. Die Formen dieses Gewebes zeigen eine große Mannigfaltigkeit und lassen sich in eine Reihe bringen, an deren einem Ende ein Gewebe steht, das auf den ersten Anblick allerdings eine große Ähnlichkeit mit dem chordoiden Stützgewebe (der zellig-blasigen Stützsubstanz) der Mollusken darbietet, sich von ihr aber scharf genug sondern läßt; am andern Ende stehen Gewebe, welche nicht nur histologisch, sondern auch färberisch die größte Übereinstimmung mit den einfachen Knorpelgewebeformen der Wirbeltiere erkennen lassen.

---

[1] Mollusca (Weichtiere) in Bronns Kl. u. O. Bd. III. Leipzig 1899.

[2] Microscopic researches on Glycogen. P. II. Glycogen of snails and slugs. London 1899. p. 15.

[3] In A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. 1. Lief. 1900. S. 285.

[4] Anatomie von *Vitrella Quenstedtii* (Wiedersheim) Clessin. Jahresh. Ver. Ver. Vat. Naturk. Stuttgart. 60. Jahrg. 1904. S. 198.

[5] Über den feineren Bau des sogenannten Zungenknorpels der Gastropoden. Verhdlg. k. k. zool. bot. Ges. Wien. 1906. S. 215.

Der höhere oder niedrigere Grad in der Entwicklung des subradularen Stützgewebes ist im einzelnen Falle nicht abhängig von der phylogenetischen Stellung des Tieres, sondern von der funktionellen Beanspruchung der von jenem Gewebe aufgebauten Organe.

Graz, im November 1912.

Nachtrag.

Nach Abschluß dieser Arbeit und während der Korrektur sind in dieser Zeitschrift die Abhandlungen von Reupsch, E., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Heteropoden (Bd. CII, 1912, S. 249—376) und von Nowikoff, M., Studien über das Knorpelgewebe von Wirbellosen (Bd. CIII, 1912, S. 661—717) erschienen.

Reupsch gibt in seiner schönen Monographie eine Schilderung des Gewebes, welches den »Radulapolster« (so bezeichnet R. die Radulastützen) bei *Pterotrachea coronata* zusammensetzt. Sie stimmt vollkommen mit der überein, welche ich hier von *Pt. mutica* gegeben habe. Der Deutung dieses Stützgewebes als eines chordoiden kann ich nun allerdings nicht mehr zustimmen und gerade die wichtige Angabe von Reupsch, daß sich die Zellscheidewände — welche er als Pellicula der Zellen auffaßt — mit Cresylviolett metachromatisch färben, scheint mir eine weitere Stütze für meine Auffassung dieses Gewebes als eines vom chondroiden Typus zu sein. Auch die Fig. 23 von Reupsch, welche in den Ecken zwischen den zusammenstoßenden Zellen kein Auseinanderweichen dieser Pelliculae, sondern solide Zwickel erkennen läßt, spricht dafür.

Nowikoff hat teilweise dieselben Objekte untersucht, wie ich. Was das »Knorpelgewebe« der Cephalopoden, Anneliden und von *Limulus* anlangt, deren Untersuchung auch meinerseits größtenteils fertig vorliegt, so kann ich die bezüglichen Ergebnisse von Nowikoff in der nächsten Mitteilung eingehend berücksichtigen. Betreffs des »Subradularknorpels« der Schnecken ist dies nicht mehr möglich und ich muß den Leser auf die vorliegenden, abgeschlossenen Untersuchungen hinweisen, deren wesentliche Ergebnisse, welche ich S. 326 u. f. zusammengefaßt habe, durch die von Nowikoff nicht berührt werden.

Doch seien mir einige allgemeine Bemerkungen gestattet. Nowikoff spricht von »echtem Knorpel« ebenso, wie von collagenem Gewebe bei den Wirbellosen, ohne dafür eine andere Berechtigung als einige übereinstimmende Farbreaktionen dieser Gewebe beizubringen. Er meint, daß heutzutage der chemische Charakter der verschiedenen Bestandteile des Knorpelgewebes sehr leicht und ziemlich sicher mit Hilfe der Färbungsreaktionen ermittelt werden kann.

Ich habe wiederholt darauf hingewiesen, daß dies leider nicht der Fall ist. Es geht unmöglich an, die Basophilie als Beweis für das Vorhandensein von »Chondromucoiden« anzunehmen, ebensowenig wie die Blaufärbung nach der Malloryschen oder die Rotfärbung nach der Pikrofuchsinmethode zur Feststellung des »collagenen« Charakters genügt.

Aber, obwohl die »Knorpel« der Mollusken (z. B. *Patella*) sogar empfindlichere Farbreaktionen, als sie Nowikoff angewendet hat mit echtem Vertebratenknorpel gemeinsam haben, bleiben zwischen beiden Geweben noch Unterschiede genug, um die Bezeichnung »echter Knorpel« für die Wirbellosen als nicht gerechtfertigt erscheinen zu lassen.

Die Angabe von Hescheler, daß es sich im Subradularapparat der Gastropoden »nicht um echten Knorpel, sondern um ein Gewebe, das eine Zwischenstufe zwischen zellig-blasigem Bindegewebe und echtem Knorpelgewebe einnimmt« handelt, ist durchaus nicht unbegründet, wie N. meint, sondern im Gegenteil, wie vorliegende Untersuchungen an einem mannigfacherem Material zeigen, sehr wohl berechtigt.

Wenn Nowikoff meint, daß die modernen technischen Mittel für die Untersuchung des »Knorpels« von Wirbellosen noch gar nicht angewendet wurden, so verweise ich auf meine Mitteilung aus dem Jahre 1906, die Nowikoff entgangen ist.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII und XIX.

Fig. 1. Aus einem Querschnitt durch die Radulastütze von *Aplysia punctata*; Alkohol. Delafields Häm.-Eosin. *BZ*, große, *bz*, kleine blasige Zelle am Durchschnitt; *m*, membranartige Begrenzung der Zellen von der Fläche; *M*, Muskelfasern, meist quergetroffen. Vergr. 110.

Fig. 2. Dasselbe von *Limnaea stagnalis*; $^1/_2\%$ Osmiumsäure. Figurenbezeichnung und Vergr. wie Fig. 1. Die Muskelfasern meist längs getroffen.

Fig. 3. Aus einem sagittalen Durchschnitt durch die Radulastütze von *Helix pomatia*, $^1/_2\%$ Osmiumsäure. *n*, Kerne der Muskelfasern; die andern Buchstaben und Vergr. wie vorher.

Fig. 4. Aus einem Lippenknorpel von *Planorbis corneus*. Formalin., Delafields Häm.-Eos. *BZ*, mit Eosin rosagefärbte blasige Zellen; *i*, ebenfalls mit Eosin gefärbte Scheidewände zwischen ihnen. *M*, Muskeln. Vergr. 500.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Hälfte der Radulastütze von *Pterotrachea mutica*. Alkohol; Hämalaun-Eosin. *F*, faserige Umhüllung, bei *F'* von den blasigen Zellen abgehoben; *M*, scheinbare Zellmembran von der Fläche, *M'*, gefaltet, im Profil; *Z*, Zwickel zwischen drei zusammenstoßenden Zellen; *K*, wandständige Kerne der blasigen Zellen. Vergr. 110.

Fig. 6. Aus einem Sagittalschnitte durch die Radulastütze von *Paludina vivipara*; Formalin, Delafields Häm.-Eosin. *m*, membranförmige Scheidewände von der Fläche. Vergr. 110.

Fig. 7. Eine Partie aus der in $^1/_2\%$ Osmiumsäure fixierten Radulastütze von *Paludina* am Durchschnitt bei 500facher Vergr. *ZW*, größerer Grundsubstanzzwickel, wahrscheinlich durch Umwandlung einer Zelle entstanden; *Z'*, eine mit Körnchen erfüllte Zelle im Beginne der Umwandlung in Grundsubstanz; *m*, eine Zellscheidewand von der Fläche mit anliegendem Protoplasmanetz um den Kern; *i*, Andeutung einer interkapsulären Scheidewand.

Fig. 8. Fraktionierte Querschnittsserie durch den Radulaträger (Subradularknorpel) von *Ampullaria Wernei*; 1. vorderster, 6. hinterster Schnitt. Die beiläufigen Zwischenräume zwischen je zwei Schnitten sind in Millimetern angegeben. Die Hauptknorpelstücke sind weiß gelassen, die umgebende Muskulatur grau. *VK*, vorderer Rand des Radulaträgers; *HK*, hinteres Ende; *K*, knorpeliges Hauptstück; *L*, leistenförmiger Vorsprung am unteren Seitenrande; *VM*, Ansatz der ventralen Muskulatur; *DM*, dorsale Muskulatur; *BS*, blasiges Stützgewebe, in welches letztere ausstrahlt. Vergr. 5.

Fig. 9. Aus einem Querschnitt durch die Radulastützen von *Ampullaria Wernei*, gegen den medianen zugeschärften Rand, wo die Zellen kleiner werden. Formalin; Delafields Häm.-Eosin. *BZ*, eine blasige Zelle mit Glykogenresten; *r*, ein radiärer Grundsubstanzbalken; *ZW*, Grundsubstanzzwickel. Vergr. 110.

Fig. 10. Aus einem Querschnitt durch den aboralen Teil des unteren Subradularknorpels von *Haliotis*. Alkohol, Delafields Häm.-Eosin. *P*, faseriges Perichondrium; *SP*, subperichondrale Schicht mit abgeflachten Zellen; *ZW*, reichliche Grundsubstanz; *Z''*, kataplastische Zellen (auf dem Wege zur Umwandlung in Grundsubstanz; *Z'*, Zelle im ersten Beginne der Kataplasie; *Z*, normale Zelle. Vergr. 110.

Fig. 11. Zwei Zellen aus der Tiefe desselben Knorpels bei 500facher Vergr. *N*, Kern; *P*, juxtanucleäres Protoplasmanetz mit färbbaren Körnchen; *p*, Teile des peripheren Protoplasmanetzes; *G*, blaßgefärbte Glykogenreste; *R*, kapselartiger Saum von Protoplasma; *i*, Grundsubstanz. Die zweite Zelle (rechts) zeigt schon deutliche Zeichen beginnender Kataplasie: Ausbildung des Netzwerkes um den Kern mit größeren basophilen Tropfen (*P'*) und starren Fasern *f*; basophile Tropfen auch in den peripheren Netzbalken, *p'*. Stark färbbare Glykogenreste *G'*. Bei *K* einwachsender Grundsubstanzkegel.

Fig. 12. Eine kataplastische Zelle desselben Knorpels; Färbung mit saurem Toluidinblau (Lundvall). *R*, ausfüllendes Netzwerk mit basophilen Kügelchen; *F*, fibrilläre oder lamelläre Auflockerung der umgebenden Grundsubstanz. Vergrößerung 500.

Fig. 13. Ein Grundsubstanzzwickel aus demselben Knorpel mit einer verdämmernden Zelle; Färbung mit alkoholischer Thioninlösung. *N*, stark basophiler Körnerklumpen, wahrscheinlich dem Kern entsprechend. *b*, stark basophile Kügelchen in seiner Umgebung; *R*, Netzwerk; *L*, Lücken dieses mit blassen Kügelchen gefüllt; *k*, verdämmernde kapselartige Begrenzung der Zelle. Vergrößerung 500.

Fig. 14. Ein größerer Grundsubstanzzwickel desselben Knorpels mit zwei verdämmernden Zellen; Färbung mit saurem Toluidinblau. Bei *a* noch das Netzwerk sichtbar; bei *b* nur mehr eine strichelige Masse, welche sich ganz der Form des Grundsubstanzzwickels angepaßt hat. *G*, Glykogenreste. Vergr. 390.

Fig. 15—27. beziehen sich ebenfalls auf einzelne Zellen oder Zellgruppen des Subradularknorpels von *Haliotis tub.*; wo nicht eine andre Behandlungsweise angegeben ist, handelt es sich um Fixierung in Flemmings starkem Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch und Färbung mit konzentriertem Hämatoxylin-Tonerdegemisch nach Delafield.

Fig. 15. Normale Zelle aus der Mitte. *N*, Kern; *V*, juxtanucleäre Vacuolen. *PK*, Plastosomen. Vergr. 720.

Fig. 16. Zenkers Flüssigkeit. Färbung der Glykogenträger *G* mit P. Mayers Gallustinte. *f*, radiäres Faserwerk. 720.

Fig. 17. Zelle aus der Mitte. Zenkers Flüssigkeit, maximal verdünntes Thionin. Deutliches Fadengerüst *f* mit Körnern besetzt. *C*, Krusta der Zelle von der Höhlenwandung *H* abgehoben im Profil; bei *C'* von der Fläche. 720.

Fig. 18. Kataplastische Zelle. *gs*, Grundsubstanzkugel im Innern, an Stelle der Vacuole. *GS*, eine solche an der Oberfläche mit der Höhlenwand *H* verwachsen. 720.

Fig. 19. Kataplastische Zelle aus der Mitte des oberen Knorpelstückes, wo die Plastosomen nicht fixiert sind und das Fasergerüst deutlich hervortritt. *GS*, radiär anschießende Grundsubstanzzapfen, anscheinend in Verbindung mit der Höhlenwand; bei *gs*, wo sich die Krusta *C* der Zelle von der Höhlenwand *H* abgehoben hat, deutlich in Verbindung mit der Krusta. *f*, sparriges Faserwerk. 720.

Fig. 20. Zenkers Flüssigkeit; Färbung mit maximal verdünntem Thionin. Fixierung mit 5%igem Ammoniummolybdat. Kataplastische Zelle, welche die Anbildung zweier Grundsubstanzmassen *GS* und *GS'* zeigt, an Stelle juxtanucleärer Vacuolen. *GS* hat die Krusta erreicht, *GS'* noch nicht vollständig. *G*, Glykogenträger. 720.

Fig. 21. Normale, ziemlich oberflächlich gelegene Zelle aus dem basalen Stück. Die Plastosomen sind größtenteils in dem von der Oberfläche des Knorpelstückes abgewendeten Teile der Zelle, bei *p* zusammengehäuft. Der Pfeil deutet die Richtung der eindringenden Fixierungsflüssigkeit an; übrige Bezeichnungen wie oben. 700.

Fig. 22. Zwei kataplastische Zellen aus dem oberen Knorpelstück. *Z*, zeigt die kugelig gewordenen Plastosomen wie aufgereiht an den ebenfalls sichtbaren Gerüstfasern. *z*, in der Kataplasie weiter fortgeschrittene Zelle mit grobem, starrem Fadengerüst und zusammenfließenden Plastosomen. 700.

Fig. 23. Eine kataplastische Zelle, deren Inhalt sich in ein starres, stark basophiles Sparrenwerk (*Sp*) verwandelt hat. Die Wandung der Zellhöhle durch den Schnitt teilweise entfernt, teilweise der Fläche nach getroffen (*G*). 700.

Fig. 24. Eine kataplastische Zelle mit gröberen basophilen Kugeln, die aus dem Zusammenfließen und chemische Veränderung der Plastosomen entstanden sind. 700.

Fig. 25. Bei *H* leere Zellhöhle (die Zelle an dem 5 μ dünnen, nicht tadellos eingebetteten Zelloidinschnitt herausgerissen, bei *Z* von der Wand abgedrängt. *GZ*, mit der Höhlenwand verwachsene Grundsubstanzzapfen. 460.

Fig. 26. Drei benachbarte Zellen mit intracellulär aus den nucleolären Vacuolen entstandenen Grundsubstanzkugeln (*gs*). Bei *b* basophile Körnchen an der Oberfläche einer solchen. 460.

Fig. 27. Alkohol; saures Orcein. *gs*, im Innern der Zelle entstandene, unregelmäßige Grundsubstanzmasse; *GS*, mit der umgebenden Grundsubstanz verwachsen. Bei *a* ein peripherer Grundsubstanzhöcker im Entstehen. *p*, der mit basophilen Körnern und Fäden durchsetzte Rest der Zelle. 460.

Fig. 28. Längsschnitt durch den Subradularknorpel von *Buccinum undatum*. 70%iger Alkohol, Delafields Häm.-Eosin. *Z*, Zellen; *SP*, oberflächliche, zellenlose Grundsubstanz; *Ma*, zellige Matrix (beide etwas schräg geschnitten); *B*, dicke Grundsubstanzbalken; *M*, Muskeln. 110.

Fig. 29. Subradularknorpel von *Murex trunculus*. Die Krustae der Zellen stark gefärbt (mit Delafields Häm.-Eosin), das Zwischengewebe (Grundsubstanz *I*, *I'*) mehr in rötlichem Ton. *Z*, Zelle; *p*, juxtanucleäres Protoplasmawölkchen; *K*, Krusta der Zelle; *I*, breite Zwickel von Grundsubstanz; *I'*, schmale Mittellamelle. Zwischen Zellen und Grundsubstanz stellenweise helle Spalten (Ablösung). *S*, einfache Scheidewand zwischen zwei Zellen; *S'*, eine solche Scheidewand im Beginne der Bildung. 500.

Fig. 30. Medialer Subradularknorpel von *Patella vulg.* am Querschnitt. Müllers Flüssigkeit, saures Toluidinblau nach Lundvall. *Z'*, kataplastische Zellen; *ZW*, Grundsubstanzzwickel. 110.

Fig. 31. Eine Partie aus demselben Objekt bei 500facher Vergr. *I*, interkapsuläre (xanthophile) Substanz; *K*, Kapselsubstanz.

Fig. 32. Aus einem Querschnitt durch den hohlen Subradularknorpel von *Chiton*. Alkohol, Delafields Häm.-Eosin. *K*, lateraler, solid-knorpeliger Rand; *H*, Höhle des medialen Teiles, der eine große Blase darstellt; *OW*, eingedrückte obere Wand dieser Blase; *a*, endothelartige Auskleidung dieser Höhle; *R*, zellenlose, oberflächliche Randschicht des Knorpels, bei *R'* in die Blasenwand übergehend; *rB*, radiäre Stützbalken; *BZ*, blasige Zellen. 67.

Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhämolymphe und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung.

Von

Kurt Geyer

aus Dresden.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 58 Figuren im Text und Tafel XX—XXII.

Inhalt.

Seite
Einleitung 350
I. Kapitel: Der Farbunterschied in der Hämolymphe der Geschlechter bei Lepidopteren 351
  a. Material und Technik der Blutgewinnung 351
  b. Bestimmung des Geschlechtes der Raupen 352
  c. Verhalten der Geschlechtsdrüsen und der äußeren Geschlechtsmerkmale bei Raupen und Puppen 353
  d. Befunde über den Geschlechtsunterschied der Hämolymphe . . 363
II. Kapitel: Kritische Übersicht der Literatur über die Hämolymphe bei Lepidopteren 385
III. Kapitel: Spektroskopische Untersuchung der Hämolymphe von Lepidopteren 391
  a. Technik und Apparatur 391
  b. Die spektroskopische Untersuchung der Hämolymphe verschiedener Schmetterlingsraupen und -puppen und von Extrakten pflanzlichen Chlorophylls als Vergleichsmaterial 392
    1. Die Hämolymphe von Raupen und Puppen 392
    2. Die Chlorophyllextrakte 401
    3. Nachweis, daß der grüne Farbstoff in der Hämolymphe sowie das pflanzliche Chlorophyll in Kochsalz sich gelöst befinden 409
  c. Resultate, die sich aus dem Vergleich der Hämolymphe mit den pflanzlichen Extrakten unter Berücksichtigung der Literatur ergeben 412
IV. Kapitel: Der Farbunterschied in der Hämolymphe bei andern phytophagen Insekten 418
V. Kapitel: Über die Hämolymphe nicht phytophager Insekten 420

Seite
VI. Kapitel: Die Ursachen des sexuellen Farbunterschiedes der Hämolymphe bei Lepidopteren 430
VII. Kapitel: Über den Einfluß von Kastration und Transplantation der Gonaden sowie von Bluttransfusionen auf die Färbung der Hämolymphe bei Lepidopteren (*Lymantria dispar* L. und *monacha* L.) 432
a. Material und Raupenzucht 432
b. Operationsmethode 436
c. Experimente über Kastration der Gonaden 440
d. Experimente über Transplantation der Gonaden 440
e. Experimente über Bluttransfusion 441
VIII. Kapitel: Serobiologische Versuche (Präzipitinreaktion) mit der Hämolymphe und den Geschlechtsdrüsen beider Geschlechter von Lepidopteren 455
IX. Kapitel: Über Mischreaktionen der Hämolymphe sowie über deren Beschaffenheit und Verwendung im Insektenorganismus . 467
a. Mischreaktionen 467
b. Beschaffenheit und Verwendung der Hämolymphe bei Insekten 471
X. Kapitel: Theoretische Schlußfolgerungen 475
Zusammenfassung der Hauptergebnisse 486
Literaturverzeichnis 488

Einleitung.

Bei seinen biologisch-chemischen Untersuchungen über Katalase im Sommer 1909 machte Steche an den Puppen unseres einheimischen Wolfsmilchschwärmers (*Deilephila euphorbiae* L.) die zufällige Beobachtung, daß die Hämolymphe beider Geschlechter einen sehr deutlichen Farbunterschied aufweist. Das Blut, oder bei Wirbellosen besser die Hämolymphe, der männlichen Puppe war vollkommen farblos und wasserklar, während die der weiblichen Puppe eine schöne leuchtend grüne Farbe zeigte. Dieser so sinnenfällige Befund lockte natürlich zu einer eingehenderen Untersuchung, zumal da sich verschiedene Forscher — ich brauche wohl nur an J. Meisenheimer zu erinnern — in neuerer Zeit mit dem Dimorphismus der Geschlechter und seiner Abhängigkeit von Geschlechtsdrüsen und andern Faktoren weitgehend experimentell beschäftigt haben.

Es wurde mir deshalb 1911 die weitere experimentelle Untersuchung dieser Verhältnisse übertragen. Es sei mir daher an dieser Stelle gestattet, Herrn Geheimen Rat Professor Dr. Chun für die Überlassung dieses äußerst interessanten Themas sowie für sein Wohlwollen, das er mir während der Arbeit jederzeit entgegengebracht hat, meinen ergebensten Dank auszusprechen. Nicht minder großen Dank schulde

ich ferner Herrn Privatdozent Dr. phil. et med. O. Steche, der die erste Anregung zur Bearbeitung dieses Gegenstandes gegeben und der mich stets in liebenswürdigster Weise mit Rat und Tat unterstützt hat.

Endlich möchte ich hier nicht unerwähnt lassen, daß Herr Dr. Steche (1) über einige bei meinen Untersuchungen gewonnenen Resultate bereits auf der 22. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zu Halle (1912) berichtet hat; ferner nimmt noch eine Publikation in der »Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre« (2) darauf bezug.

Die erste Frage, welche experimentell geprüft wurde, war die Verbreitung des Geschlechtsunterschiedes innerhalb des Insektenstammes, speziell bei Lepidopteren.

I. Kapitel.

Der Farbunterschied in der Hämolymphe der Geschlechter bei Lepidopteren.

a. Material und Technik der Blutgewinnung.

Das Material zu meinen Experimenten wurde einerseits zu einem großen Teile auf Exkursionen eingesammelt, anderseits wieder, um stets über das Alter der Raupen orientiert zu sein, in größeren Mengen ex ovo bis zur Puppe gezüchtet. Besonders waren es Sphingiden, die gezüchtet wurden, und zwar die Raupen von *Smerinthus populi* L. und *ocellatus* L. und *Sphinx ligustri* L. Von einer Zucht des Wolfsmilchschwärmers mußte ich absehen, da die Beschaffung des Futters in unsrer Gegend erhebliche Schwierigkeiten bereitet. — Hatten die Räupchen eine gewisse Größe erreicht, so wurde mit den Blutproben begonnen. Anfangs gewann ich die Hämolymphe durch direktes Anschneiden des Rückengefäßes (Herz), das man besonders gut bei den Schwärmerraupen durch die Haut schimmern sieht. Bald aber gab ich die Methode auf, da bei unvorsichtigem Anschneiden oft der Darm mit herausquoll und dadurch die Proben verunreinigte, und zwar zugunsten einer andern Methode, bei der ein derartiges Mißgeschick von vornherein ausgeschlossen war. Ich nahm einfach die Raupen, mit dem Kopf rückwärts nach dem Abdominalende gebogen, zwischen drei Finger und schnitt mit einer scharfen Schere einen der Afterfüße an. Die in Tropfen hervorquellende Hämolymphe wurde von jedem Exemplar isoliert in einem Uhrschälchen aufgefangen und über einer weißen Unterlage auf ihre Farbe hin geprüft. Ähnlich verfährt auch Landois und vor allem Cuénot (3) bei seinen Untersuchungen über das Blut der

Wirbellosen; so gewinnt er z. B. bei der Raupe von *Pieris brassicae* L. ebenfalls durch Abschneiden eines Afterbeines Blut und bei der Raupe von *Saturnia pyri* Bkh. schneidet er »vivement«, wie er sich ausdrückt, »einen der dorsalen Anhänge ab, die von einer kleinen türkisblauen Warze überragt werden« (S. 366). — Experimentiert man mit Puppen, so schneidet oder sticht man (vgl. v. Fürth und Schneider, S. 232) die Flügeldecken an; man erhält dabei, außer wenn sich die Organe der Puppe in Histolyse befinden, eine völlig klare Flüssigkeit.

b. Bestimmung des Geschlechtes der Raupen.

Nachdem die Blutfarbe festgestellt war, mußte jedesmal auch das Geschlecht der betreffenden Raupe genau bestimmt werden. Nur ganz selten geben äußere Merkmale an Raupen über ihr Geschlecht Aufschluß. Es sind mir nur zwei Fälle aus der Literatur bekannt geworden. Einer betrifft nach Weniger die Raupen mehrerer *Attacus*-arten, deren Geschlecht »an einem Flecke des Hinterleibes kenntlich ist, der nach E. B. Poulton wohl das blinde Ende der Ausführgänge der Genitalien ist.« — Ein weiterer Fall bezieht sich auf den Spinner *Orgyia antiqua* L., bei dem nach Urechs Bemerkung »der Geschlechtsunterschied schon an den Raupen durch verschiedene Größe und Farbe, besonders der Haarbüschel auffällig ist« (S. 335). Ferner gelingt es noch bei einigen Lepidopterenspezies sofort die Männchen herauszufinden und zwar deshalb, weil »die Hoden durch die feine, weiche, grüne Haut schon von außen ganz deutlich sichtbar sind«, so nach Kopeć (3) (S. 15) bei *Pieris napi* L. und *rapae* L., Fälle, die unter den Hymenopteren durch die Beschreibung von P. Marchal ihr Analogon finden. Marchal studierte die Nester von *Vespa germanica* und fand im Gegensatz zu andern Wespenarten, daß hier die Männchen keine besonderen Zellen haben. Es gelang ihm, die Männchen schon auf den jüngsten Larvenstadien zu erkennen »à une large tache dorsale géminée et grisâtre, correspondant aux testicules vus par transparence« (S. 48 Anm.).

Für alle übrigen Fälle aber ist die Präparation jeder Raupe zur Bestimmung des Geschlechtes unerläßlich. Es war ja schon lange bekannt und ist durch Meisenheimer (5) nochmals ausführlich dargelegt worden, daß die Geschlechtsdrüsen sich im fünften Abdominalsegment befinden. Sie liegen, in Fettkörper eingebettet, »zu beiden Seiten des Herzens« fast immer dem Darm auf und nur in einigen Fällen rücken sie etwas seitlicher. Die männlichen sind von den weiblichen Gonaden schon auf den frühesten Stadien — auf Schnitten durch das fünfte Abdominalsegment bereits nach der ersten Häutung — ganz deutlich unterschieden. Außer MEISENHEIMER und meinen eigenen Schnitten bestätigt das auch V. L. KELLOGG nach Schnitten durch Räupchen vom Seidenspinner. Man hat auch gelegentlich versucht, das Geschlecht auf noch früheren Stadien, so das der Eier, zu bestimmen. QUAJAT machte den Versuch, das Geschlecht der Eier vom Seidenspinner nach dem spezifischen Gewicht festzustellen; es ist jedoch nur bei einem Versuche geblieben, der keine sicheren Schlüsse zuließ. Daß aber in der Tat die Gonaden schon sehr frühzeitig erkannt werden können, jedoch ohne Schlüsse auf das Geschlecht, das beweist ein Satz von E. BESSELS: »Im achten Segmente des schon ziemlich vollendeten Embryos lagen die Drüsen zwischen dem noch spärlich vorhandenen Fettkörper eingebettet« (S. 549). — Auf späteren Raupenstadien zeigen außerdem die Gonaden ihr Geschlecht oft schon äußerlich durch verschieden gefärbte Pigmente an, wenn sie nicht, wie bei den Sphingiden, in beiden Geschlechtern schwach gelblich gefärbt sind und sich kaum vom Fettkörper abheben, in dem sie liegen. Nur um eines der reichen Beispiele zu nennen, sei erwähnt, daß die Hoden vom Schwammspinner (*Lymantria dispar* L.) gelb, die Ovarien aber orangefarben sind (vgl. auch KOPEĆ (3), S. 13). Charakteristische Unterschiede zwischen Hoden und Ovarien sind jedoch stets Größe und Form; doch davon später.

c. Verhalten der Geschlechtsdrüsen und der äußeren Geschlechtsmerkmale bei Raupen und Puppen.

Wie schon erwähnt, sind die Geschlechtsdrüsen der Raupen schon durch Präparation nach der zweiten Häutung deutlich von einander zu unterscheiden. Die Eiröhren der Ovarien sind meist langgestreckt, während die einzelnen Hodenfollikel eine eiförmige Gestalt besitzen. Ein gutes Unterschiedsmerkmal dürften ferner die Größenverhältnisse sein; die Hoden sind in allen Fällen, die ich untersucht habe, stets bedeutend größer als die Ovarien gleichalteriger Raupen. Die Hoden wachsen, umsponnen von den Ausläufern der Tracheen, die nach TICHOMIROW bei der Seidenraupe sogar »ins Innere der Hodenkammern bis an die Spermatocysten selbst eindringen« sollen, überhaupt viel schneller heran als die Ovarien derselben Lepidopterenspecies (vgl. die Fig. 1—18). Die Ovarien erreichen ihre ansehnliche Größe erst in der Puppe oder wie bei einigen Tagfaltern (Vanessaarten) noch später, nämlich mehrere Tage nach dem Ausschlüpfen.

In der Raupe zeigen sich die Hoden zuweilen als zwei nieren- oder bohnenförmige Gebilde (»corps réniformes« von LYONET, so bei Bombyciden, *Sphinx ligustri* L. (Fig. 7—9) und Rhopaloceren, hier »mehr länglich«), deren jedes aus vier Hodenfollikeln besteht. In der Puppenruhe verschmelzen dann die zwei Anlagen zu einem einzigen Gebilde aus acht Follikeln; die äußere, bestimmte Form geht dann meist verloren, so daß wir in der Imago einem mehr oder weniger kugelförmigen Hoden (z. B. *Pieris*) begegnen, der manchmal (z. B. *Sphinx ligustri* L., vgl. Fig. 19, Lycaena) eine schwache oder tiefere Einschnürung erkennen läßt, die noch an die ursprünglich isolierten Gebilde erinnert. Nur ganz selten persistieren die zwei Anlagen zu je vier Follikeln in der Imago als »zwei getrennte zusammengesetzte Hoden«, wie sie sich uns nach CHOLODKOWSKI (1. u. 2.) bei *Hepialus* darbieten. Oft aber, und dies ist der Fall bei allen Sphingiden außer dem Ligusterschwärmer, die von mir untersucht wurden (*Smerinthus ocellatus* L. und *populi* L., *Dilina tiliae* L.) sind die Hoden schon auf den jüngsten Raupenstadien zu 2 × 4 Follikeln verschmolzen und gleichen einer achtstrahligen Rosette (vgl. Fig. 1—6), wie das bereits C. SPICHARDT bemerkt hat (so bei *Smer. populi* L.). Was die Ovarien anbelangt, so bleiben sie stets als zwei Gebilde getrennt bis zur Puppe (vgl. Fig. 10—18) oder jungen Imago erhalten und vereinigen sich dann erst mit ihren Ovidukten, nachdem die bindegewebige Hülle über den Ovarialröhren abgestreift ist. — Schließlich begegnen wir in der geschlechtsreifen Imago einem inneren Geschlechtsapparat, wie er in den Fig. 19 und 20 nochmals von *Sphinx ligustri* dargelegt werden soll.

Hinsichtlich der Größe der männlichen und weiblichen Gonaden zeigen die von mir untersuchten Schwärmerarten einen beträchtlichen Unterschied (vgl. Fig. 1—18). Vergleicht man das allmähliche Wachstum der Gonaden von *Smerinthus ocellatus*, *populi* und *Sphinx ligustri* bei gleicher Vergrößerung, so bemerkt man, daß sich die beiden ersten ziemlich an Größe gleichkommen, während die Geschlechtsdrüsen des Ligusterschwärmers, dessen Raupe im erwachsenen Zustande sogar noch etwas größer ist als die beiden andern Schwärmerraupen, dahinter beträchtlich zurückstehen. Daß das Wachstum der Gonaden überhaupt nicht Hand in Hand mit dem Wachstum der Raupe von einer Häutung zur andern geht, habe ich besonders gut an *Sphinx ligustri* beobachten können. Während die Raupen bis nach der zweiten Häutung nur langsam heranwachsen (vgl. Fig. 21a, b, c), beginnen sie darauf eine ganz rapide Entwicklung (vgl. Fig. 22 u. 23). Trotz der allgemeinen großen Gewichtszunahme und der Bildung von Reservematerial im Fettkörper bleiben aber, wie schon erwähnt, die Gonaden relativ klein. Wie enorm aber die Gewichtszunahmen von einer Häutung zur andern sein können, das möge eine Tabelle vor Augen führen, die ich einer Arbeit von Steche (3) entnehme; es handelt sich dabei um Raupen von *Sphinx ligustri* aus meiner Zucht, die Steche bei

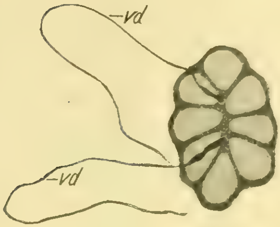


Fig. 1.
Smerinthus ocellatus L. Hodenanlage einer Raupe nach II. Häutung, ventralgesehen. *vd*, Vas deferens. Vergr. 17 ×.

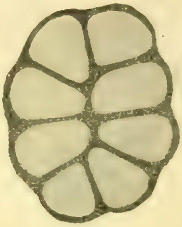


Fig. 2.
Smerinthus ocellatus L. Hodenanlage (dorsal) einer Raupe nach III. Häutung. Vergr. 17 ×.

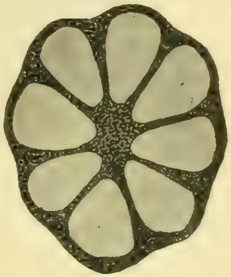


Fig. 3.
Smerinthus ocellatus L. Hodenanlage (dorsal) einer Raupe nach IV. Häutung. Vergr. 17 ×.

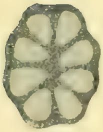


Fig. 4.
Smerinthus populi L. Hodenanlage (dorsal) einer Raupe nach II. Häutung. Vergr. 17 ×.

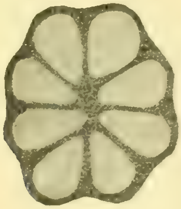


Fig. 5.
Smerinthus populi L. Hodenanlage einer Raupe nach III. Häutung (dorsal). Vergr. 17 ×.

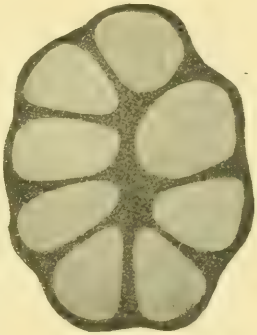


Fig. 6.
Smerinthus populi L. Hodenanlage einer Raupe nach IV. Häutung (dorsal). Vergr. 17 ×.

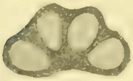


Fig. 7.
Sphinx ligustri L. Hodenanlage (unverschmolzen, dorsal) einer Raupe nach II. Häutung. Vergr. 17 ×.

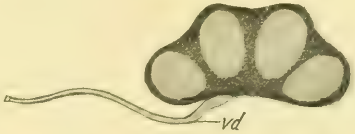


Fig. 8.
Sphinx ligustri L. Hodenanlage (unverschmolzen) einer Raupe nach III. Häutung. *vd*, Vas deferens. Vergr. 17 ×.

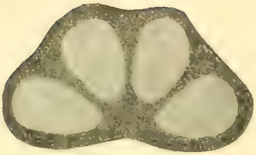


Fig. 9.

Sphinx ligustri L. Hodenanlage (unverschmolzen) einer Raupe nach IV. Häutung. Vergr. 17 ×.

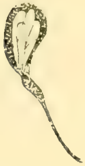


Fig. 10.

Smerinthus ocellatus L. Ovarialanlage einer Raupe nach II. Häutung. Vergr. 17 ×.

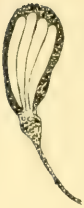


Fig. 11.

Smerinthus ocellatus L. Ovarialanlage einer Raupe nach III. Häutung. Vergr. 17 ×.

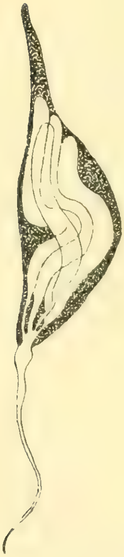


Fig. 12.

Smerinthus ocellatus L. Ovarialanlage einer Raupe nach IV. Häutung. Vergr. 17 ×.

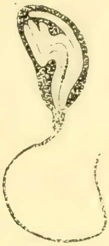


Fig. 13.

Smerinthus populi L. Ovarialanlage einer Raupe nach II. Häutung. Vergr. 17 ×.

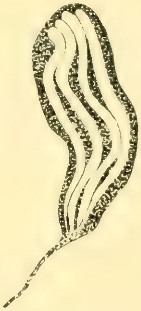


Fig. 14.

Smerinthus populi L. Ovarialanlage einer Raupe nach III. Häutung. Vergr. 17 ×.

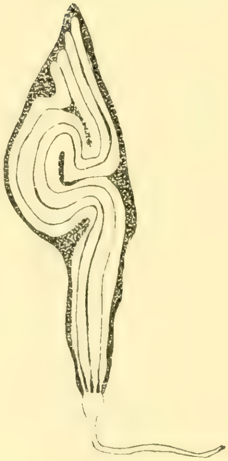


Fig. 15.

Smerinthus populi L. Ovarialanlage einer Raupe nach IV. Häutung. Vergr. 17 ×.

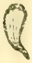


Fig. 16.

Sphinx ligustri L. Ovarialanlage einer Raupe nach II. Häutung. Vergr. 17 ×.

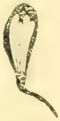


Fig. 17.

Sphinx ligustri L. Ovarialanlage einer Raupe nach III. Häutung. Vergr. 17 ×.

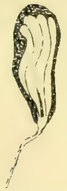


Fig. 18.

Sphinx ligustri L. Ovarialanlage einer Raupe nach IV. Häutung. Vergr. 17 ×.

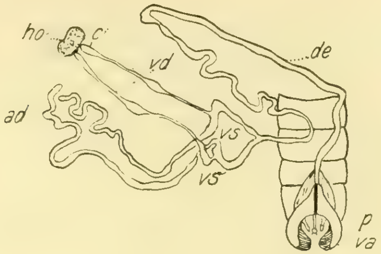


Fig. 19.

Sphinx ligustri L. Männlicher, imaginaler Geschlechtsapparat. Nat. Größe. *ho*, Hoden; *c*, Calix; *vd*, Vas deferens; *vs*, Vesiculae seminales; *de*, Ductus ejaculatorius; *p*, Penis; *va*, Valvae; *ad*, accessorische Drüsen.

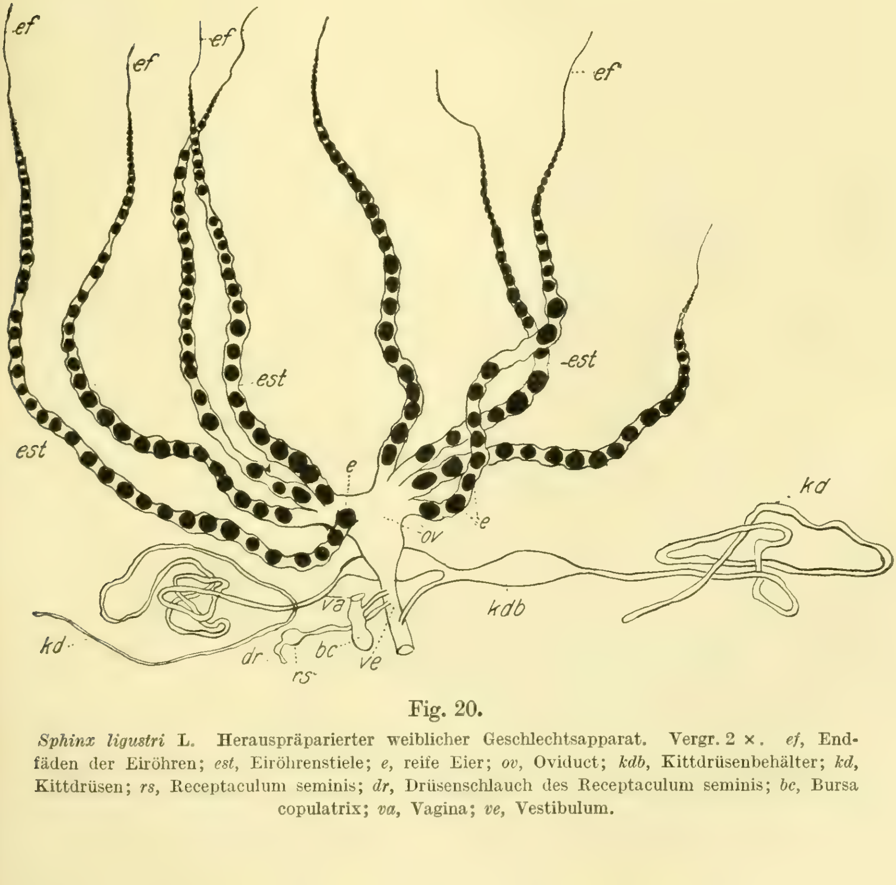


Fig. 20.

Sphinx ligustri L. Herauspräparierter weiblicher Geschlechtsapparat. Vergr. 2 ×. *ef*, Endfäden der Eiröhren; *est*, Eiröhrenstiele; *e*, reife Eier; *ov*, Oviduct; *kdb*, Kittdrüsenbehälter; *kd*, Kittdrüsen; *rs*, Receptaculum seminis; *dr*, Drüsenschlauch des Receptaculum seminis; *bc*, Bursa copulatrix; *va*, Vagina; *ve*, Vestibulum.

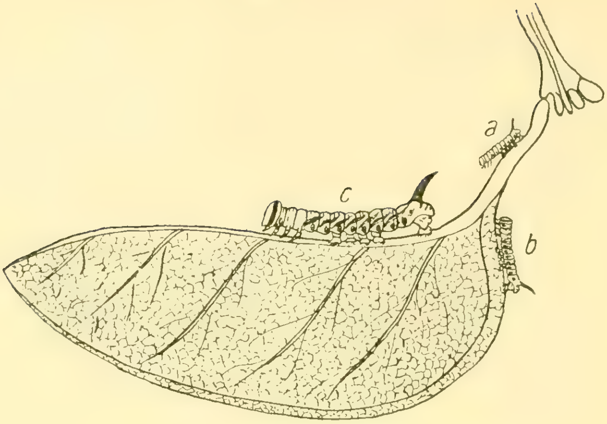


Fig. 21.

Sphinx ligustri L. *a*) Raupe, eben aus dem Ei geschlüpft; *b*) Raupe nach I. Häutung; *c*) Raupe nach II. Häutung. Nat. Größe.

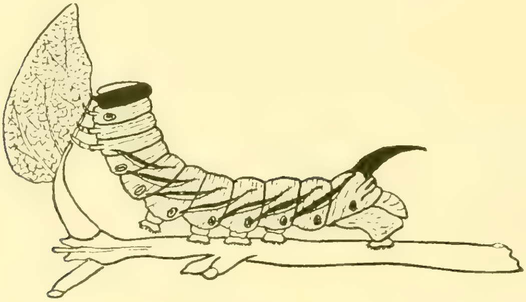


Fig. 22.

Sphinx ligustris L. Raupe nach III. Häutung. Nat. Größe.

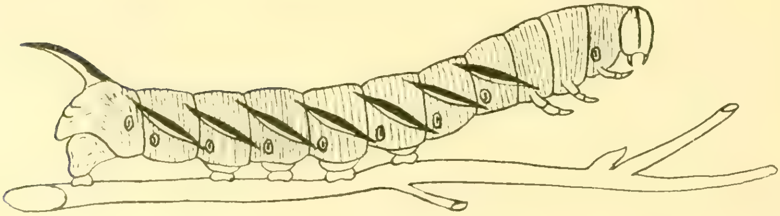


Fig. 23.

Sphinx ligustri L. Raupe nach IV. Häutung. Nat. Größe.

seinen Katalaseversuchen benutzt hat. Es wurden jedesmal mehrere Tiere gewogen, die 24 Stunden gehungert hatten, und aus dem Ergebnis das Mittel gezogen. Bemerkenswert ist vielleicht noch die stetige Gewichtsabnahme während des Puppenlebens, die schon V. L. Kellog und G. Bell bemerkt und tabellarisch genau von Tag zu Tag niedergelegt haben. Sie untersuchten außer *Bombyx mori* noch drei »nackte« Puppen (»naked chrysalids: *Melitaea spec.*, *Clisiocampa spec.*, *Euvanessa antiopa*«). Beide Autoren konstatieren (S. 367), daß die Puppen »steadily lose weight from day to day, this loss being very considerable in two of these species, viz., about 35 per cent. in the case of one and 65 per cent. in the case of the other.« — Auch Urech hat die Gewichtsabnahme während des Puppenlebens genau an verschiedenen Schmetterlingsarten bearbeitet. Nach ihm beruht die stetige Gewichtsabnahme darauf, daß die Puppe atmet und hierbei kohlenstoff- und wasserstoffhaltige chemische Verbindungen zu Kohlensäure und Wasser verbrennen und ausgeschieden, aber nicht durch Nahrungsaufnahme ersetzt werden. — Schließlich wäre noch W. Blasius zu erwähnen, der die Tatsache der Gewichtsabnahme der Puppen bereits 1866 veröffentlicht hat. — Das Gegenteil, eine Gewichtszunahme der Puppen ist durch die Versuche der Gräfin von Linden (2—10) bekannt geworden, die vor allem die Puppen des Segelfalters (*Papilio podalirius* L.) in reiner Kohlensäure gehalten hat. Das Gewicht der Puppen nahm stetig zu, so daß geradezu »eine Mästung von Schmetterlingspuppen durch Kohlensäure« zu erzielen war. v. Brücke (1, 2) bestreitet zwar auf Grund eigner Versuche die Lindenschen Resultate. Jedoch hält v. Linden (10), die v. Brücke Versuchsfehler und nicht genaue Einhaltung ihrer eignen Versuchsbedingungen vorwirft, ihre Befunde aufrecht. Aber ganz abgesehen von diesem einen Befund ist immer nur ein Gewichtsverlust während des Puppenlebens konstatiert worden.

Es sei mir nun gestattet, außer der Tabelle von Steche, der Vollständigkeit halber noch zwei Beispiele aus der Tabelle von Kellogg und Bell zu entnehmen.

Während man bei den Raupen fast immer zur Präparation schreiten muß, um das Geschlecht zu bestimmen, hat man dies bei den Puppen leichter, denn diese besitzen schon deutlich ausgeprägte äußere Geschlechtsmerkmale auf der Ventralseite des Abdomens. Schon Ratzeburg vermochte ♀♀- und ♂♂-Puppen von einander zu unterscheiden; so sagt er auf Seite 6 seiner »Forstinsekten«, II. Teil: »Dicht vor der Afterspalte liegt die Geschlechtsspalte. Bei der männlichen Puppe setzt sie sich aber bis in den vorletzten Ring fort, während sie bei der

(Tabelle I (nach STECHE) (3).

Frisch geschlüpfte Raupen	Raupen nach 1. Häutung	Raupen nach 2. Häutung	Raupen nach 3. Häutung	Raupen nach 4. Häutung	Puppen
9 Stück: 0,014 g 1 Tier: 0,00155 g vgl. Fig. 21 a).	30 Stück: 0,184 g 1 Tier: 0,00607 g (vgl. Fig. 21 b).	11 Stück: 0,335 g 1 Tier: 0,0305 g (vgl. Fig. 21 c).	5 Stück: 5,058 g 1 Tier: 1,0116 g (vgl. Fig. 22).	2 grüne Raupen: 11,12 g 1 Tier: 5,5 g	1 Puppe (die größte der Zucht), ca. 8 Tage alt: 4,2 g
				3 braunverfärbte, puppenreife Raupen: 14,69 g 1 Tier: 4,99 g (vgl. Fig. 23).	3 Puppen, ca. 3 Monate alt: 7,36 g 1 Tier: 2,45 g
					2 Puppen, ca. 9 Monate alt: 4,34 g 1 Tier: 2,17 g

Tabelle II (nach KELLOGG und BELL).

Name	18. Mai	19. Mai	20. Mai	21. Mai	22. Mai	24. Mai	25. Mai	26. Mai	27. Mai
Euranessa antiopa Puppe	—	—	.925	.854	.788	.650	.546	.462	.390
Clisiocampa sp. Puppe.	.365	.351	.338	.345[1]	.344[1]	.327	.318	.313	.308
	28. Mai	29. Mai	30. Mai	31. Mai	1. Juni	2. Juni	3. Juni	4. Juni	5. u. 6. Juni
Euranessa antiopa Puppe	.335	.305	.295	Gestorben	—	—	—	—	—
Clisiocampa sp. Puppe	.297	.291	.280	.270	.264	.254	.248	.225	.203 (5). Falter geschlüpft (6).

---

[1] Die Puppe war beim Wiegen statt mit der Pinzette mit den Fingern angefaßt worden; die geringe anhaftende Feuchtigkeit verursachte den Gewichtsunterschied.

weiblichen auf den letzten beschränkt ist. So kann man also, meiner Beobachtung zufolge, männliche und weibliche (Tiere) überall in der Puppe unterscheiden.« Mit diesen Worten weist er auf die Fülle seiner Abbildungen hin, die uns den Geschlechtsunterschied an den Puppen veranschaulichen sollen, hauptsächlich an Beispielen aus den Heteroceren und Tortriciden. — Nach ihm beschreibt O. Wilde die Geschlechtsunterschiede genauer; er sagt — ich entnehme die Notiz einer Arbeit von Jackson (2) —, daß »das ♂ in der Mitte der Bauchfläche des letzten Ringes zwei kleinere, durch eine Längsfurche getrennte Höckerchen besitzt, während die Stelle bei der weiblichen Puppe geglättet, dagegen aber hinter dem Einschnitt, zwischen dem siebenten und achten Ringe, über der Mitte des letzteren, eine seichte, mehr oder weniger deutliche, kurze Längsfurche wahrnehmbar ist. Die Unterschiede entsprechen der verschiedenen Lage der Fortpflanzungsorgane bei den beiden Geschlechtern.« — Von Tortricidenpuppen gibt ferner noch nach der Notiz von F. Fernald im Jahre 1882 Fritz A. Wachtl bunte Abbildungen. — Ratzeburg wie Wilde haben aber nicht die rechte Zahl der Abdominalsegmente erkannt — sie zählen nämlich nur neun, und Ratzeburg meint, daß die vermeintliche Zehnringeligkeit des Hinterleibes nur scheinbar existiere, weil »der After sich besonders abschnürte.« — Endlich sind mir noch einige Fälle aus der Literatur bekannt geworden, in denen auf äußere Geschlechtscharaktere bei Puppen aufmerksam gemacht wird. Lintner beschreibt die männlichen Puppen von *Cossus* und *Aegeria*, die »auf dem zehnten Segmente zwei Querreihen Zähne besitzen, während die weiblichen nur eine Reihe« aufweisen. Betrachtet man die Puppen von *Grapta*, so »unterscheiden sich nach Murtfeldt die ♂♂-Puppen von den ♀♀ durch den Mangel an Ornamentik und durch dunkle Farbe.« — Aber erst Jackson (1, 2) ist es gelungen, einige Klarheit in diese Verhältnisse zu bringen. Er zeigt zunächst — und damit stimmt er mit Packard und Poulton (3) völlig überein — »first that the abdomen of the caterpillar and chrysalis is composed of 10 somites as is proved conclusively by anatomical considerations, and secondly that Ratzeburgs description would be more correct in reality if what he says of the male were said of the female;« Ratzeburg und Wilde nehmen ja beide neun Abdominalsegmente an. Jackson (2) beschreibt nun die Geschlechtsunterschiede mit folgenden Worten: »The distinctive characters are to be found on the sternal region of the ninth abdominal somite in the male, and in the corresponding region of both the eighth and the ninth abdominal somites in the female.« Dieses ist zweifellos dasjenige Charakteristikum,

das sofort Männchen und Weibchen unterscheiden läßt, selbst wenn die einzelnen Merkmale schwanken. Im einzelnen zeigt JACKSON (2), daß »das ♂ eine feine, kurze Linie oder lineare Vertiefung zeigt, die entsprechend die Öffnung des Ductus ejaculatorius in der Lage bezeichnet. Diese Linie hat zwei schmale Lippen, eine rechts, die andre links, und sie liegt bei *Pieris* und *Pontia* auf einer flach erhabenen Fläche, bei *Vanessa* in einem becherkelchförmigen Raum mit erhabenen Rändern. Bei allen Heterocerenmännchenpuppen sind zwei schwülstige Lippen vorhanden, die eine rechts, die andere links, und sie liegen beide im Centrum der Sternalregion des neunten Segmentes oder an dessen hinterer Grenze. — Das ♀ hat typisch zwei feine, lineare Eindrücke, der eine in der achten Sternalregion, der andre in der neunten. Sie entsprechen den Öffnungen der Bursa copulatrix bzw. des Oviductes der Imago. Bei *Pieris* und *Pontia* besitzen sie leicht erhabene, ovale Ränder. Die Prüfung der Heteroceren (*Sphingidae, Hepialidae, Arctiidae* und *Noctuidae*) ergab, daß das neunte Segment eine dreieckige Verlängerung nach vorn besitzt, die sich in das achte Bauchsegment erstreckt; das neunte Segment ist seitlich nicht klar von dem dahinterliegenden zehnten Segment hervorgehoben. Entweder sind die zwei typischen linearen Eindrücke vorhanden, einer im achten, der andre an der Spitze der dreieckigen Platte des neunten Segmentes, wie bei manchen Sphingiden, oder ein einziger Eindruck, der die beiden typischen Eindrücke miteinander verschmolzen zu repräsentieren scheint. Das ist der Fall bei allen Exemplaren von *Sphinx ligustri*, die ich gesehen habe«. (Daß dies durchaus nicht Regel ist, ergaben meine Untersuchungen.) »Es können aber Abweichungen vorkommen. So zeigen manche Exemplare von *Cossus cossus* und *Zeuzera aesculi* zwei, manche einen Eindruck. *Cucullia verbasci* besaß bloß einen Eindruck, *C. scrophulariae* deren zwei.« Soweit die Darstellung JACKSONS. Leider gibt er keine Zeichnungen von Puppen, so daß man sich mit der Beschreibung begnügen mußte. Da ferner die Figuren RATZEBURGS sehr klein und nicht ganz zutreffend sind, habe ich nebenher die äußeren Geschlechtsunterschiede an Puppen etwas näher untersucht und in einigen Abbildungen dargestellt. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen, die ich, um weitschweifige Worte zu sparen, in Tabellenform wiedergeben will, haben gelehrt, daß lediglich die Lage der äußeren Geschlechtsteile der ♂♂ im neunten, der ♀♀ im achten und neunten Abdominalsegment bei allen untersuchten Arten konstant ist, daß aber die Einzelheiten, wie Wülste, Begrenzungen der Segmente, Zahl der linearen Eindrücke bei Heterocerenweibchen usw. in der Reihe der Lepidopteren überhaupt wie sogar bei derselben Species großen Schwankungen unterworfen sind.

Ich lasse nun die Tabelle (S. 364) folgen, die zugleich auf die Figuren verweist, die von der betreffenden Form vorhanden sind. (Figuren, S. 423—425.)

Prüft man nach dem Blutbefund bei Imagines das Geschlecht, so sind oft schon sexuell dimorphe Fühler ein Hinweis. Bei den Männchen der meisten Spinner sind die Fühler kammförmig, während sie bei den Weibchen sich nur als »fadenförmig« oder, wenn es hoch kommt, als »sägezähnig« erweisen. Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir auch bei Spannern und Schwärmern, hier nur in etwas schwächerer Form. Alle diese Merkmale hat einmal NIEDEN bei Spinnern und Spannern in einer Arbeit zusammengestellt, in der er besonders auf die Fülle der Sinnesorgane (Geruchsorgane) auf den Antennen der Männchen hinweist, die ihnen das Aufsuchen der oft versteckt lebenden oder gar flügellosen Weibchen sehr erleichtert. — Sind aber sexuelle Unterschiede an den Fühlern oder in der Flügelzeichnung nicht vorhanden, so lehrt schon die Untersuchung des äußeren Geschlechtsapparates, den PEYTOUREAU, besonders aber E. ZANDER ausführlich beschrieben hat, mit welchem Geschlecht man es zu tun hat. So sind z. B. die mächtigen Klammerorgane (sog. valvae) für viele Spinner- und Schwärmermännchen ganz charakteristisch (vgl. auch Fig. 19). — In letzter Linie erst wird man vielleicht zur Präparation des inneren Geschlechtsapparates greifen, um das Geschlecht einwandfrei zu bestimmen, so fast stets bei den Tagfaltern.

d. Befunde über den Geschlechtsunterschied der Hämolymphe.

Auf Grund der erwähnten Tatsachen über die Unterschiede der beiden Geschlechter wurde eine ganze Reihe Lepidopteren aus verschiedenen Gruppen untersucht, jedesmal das Geschlecht des betreffenden Tieres bestimmt und die Befunde der Übersichtlichkeit halber in Tabellenform protokolliert. Im besonderen habe ich noch auf die Eigenschaft mancher Hämolymphen zu »oxydieren« geachtet, und dies in Rücksicht darauf notiert, daß es für spätere Versuche über das Tyrosinaseferment von einigem Wert sein kann. Die Oxydation, die schon KRUKENBERG (1) bei *Hydrophilus* feststellte und mit dem Namen »Melanose« belegte, beruht nach v. FÜRTH und SCHNEIDER darauf, daß »die Tyrosinase oder ein der Tyrosinase entsprechendes Enzym, das einen regelmäßigen Bestandteil der Hämolymphe der Insekten und andrer Arthropoden bildet, einen Eiweißkomplex aromatischer

Tabelle III. Äußere Geschlechtsunterschiede an Schmetterlingspuppen.

Artname	Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei den ♂♂-Puppen	Verhalten der letzten Abdominalsegmente bei den ♂♂-Puppen	Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei den ♀♀-Puppen	Verhalten der letzten Abdominalsegmente bei den ♀♀-Puppen
I. Rhopalocera.				
Fam.: Papilionidae.				
Papilio podalirius L.	3 ♂♂: 1 kurzer, linearer Eindruck in der Mitte des 9. Segmentes, jederseits ein kleiner ovaler Höcker. Das Ganze liegt auf einer erhabenen Fläche.	Grenzlinien der Segmente deutlich.	1 ♀: 2 lineare, gleichlange Eindrücke im 8. und 9. Segment. Höcker im 8. Segment oval und ziemlich stark, im 9. flach und oval. Eindruck im 8. Segment in dessen Centrum, im 9. am vorderen Rande. (Vgl. Fig. 24.)	Grenzlinien der Segmente deutlich.
Papilio machaon L.	4 ♂♂: Wie bei *Pap. podalirius*-♂.	Wie bei *Pap. podalirius*-♂.	2 ♀♀: Wie bei *Pap. podalirius*-♀.	Wie bei *Pap. podalirius*-♀.
Papilio xuthulus Brem.	3 ♂♂: Wie bei *Pieris brassicae*-♂. Nur sind die Höcker sehr stark.	Wie bei *Pieris brassicae*-♂.	3 ♀♀: Wie bei *Pap. podalirius*-♀. Wülste im 8. und 9. Segment stark.	Wie bei *Pap. podalirius*-♀.
Thaïs polyxena Schiff.	2 ♂♂: Wie bei *Pieris brassicae*-♂.	Wie bei *Pieris brassicae*-♂.	2 ♀♀: 1 einziger, ziemlich tiefer Eindruck von der Mitte des 8. bis zur Mitte des 9. Segmentes, ohne Wülste. (Vgl. Fig. 25.)	Segmentgrenze des 9. Segmentes unterbrochen.

Fam.: Pieridae. *Pieris brassicae L.*	27 ♂♂: Wie bei *Pap. podalirius*-♂. (Vgl. Fig. 26).	Wie bei *Pap. podalirius*-♂.	36 ♀♀: Wie bei *Pap. podalirius*-♀; nur sind hier sämtliche Höcker flach. (Vgl. Fig. 27.)	Wie bei *Pap. podalirius*-♀.
II. Heterocera. *1. Sphingina.* Fam.: Sphingidae.				
Smerinthus populi L.	8 ♂♂: Wie bei *Smer. ocellatus*-♂. Ziemlich breiter, jedoch nicht tiefer, linearer Eindruck, nach dem 8. Segment zu am breitesten. Ganze Anlage am hinteren Ende des 9. Segmentes.	Wie bei *Smer. ocellatus*-♂.	12 ♀♀: Wie bei *Smer. ocellatus*-♀; stets aber 2 getrennte lineare Eindrücke.	Wie bei *Smer. ocellatus*-♀.
Smerinthus ocellatus L.	12 ♂♂: Linearer Eindruck mehr oder weniger tief. Ganze Anlage teils am hintern 9. Segmentende (10), teils im Centrum des 9. Segmentes (2); starke ovale Wülste.	Grenze des 10. Segmentes etwas vorgebogen, berührt den linearen Eindruck (10).	8 ♀♀: Entweder 1 linearer Eindruck (3) oder 2 getrennte (5) mit ovalen Wülsten nur im 8. Segment (8). (Vgl. Fig. 28.)	Grenzen des 9. und 10. Segmentes spitz dreieckig ausgezogen.
Smerinthus Gaschkewitschii Brem. u. Grey.	—	—	2 ♀♀: 2 lineare Eindrücke, beide gleichlang. Ovale Wülste im 9. Segmente flach, im 8. kräftig. Anlage im 8. Segment unterhalb der Segmentmitte. (Vgl. Fig. 29.)	Grenzen des 9. und 10. Segmentes in feinen Linien nach vorn ausgezogen.

Artname	Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei den ♂♂-Puppen	Verhalten der letzten Abdominalsegmente bei den ♂♂-Puppen	Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei den ♀♀-Puppen	Verhalten der letzten Abdominalsegmente bei den ♀♀-Puppen
Dilina tiliae L. (= *Smerinthus tiliae L.*)	10 ♂♂: Wie bei *Phalera bucephala*-♂, nur nicht so große Wülste.	Wie bei *Phalera bucephala*-♂.	13 ♀♀: Wie *Smer. ocellatus*-♀. Entweder 1 verschmolzener Eindruck (11) oder 2 getrennte (2), dann der im 8. Segment doppelt so groß als der im 9.	Wie bei *Smer. ocellatus*-♀.
Sphinx ligustri L.	21 ♂♂: Wie bei *Smer. ocellatus*-♂, nur ist der Eindruck tiefer.	Wie bei *Smer. ocellatus*-♂.	13 ♀♀: 1 linearer Eindruck (10) oder 2 gesonderte Eindrücke (gegen Jackson!); ovale Höcker nur im 9. Segment. (Vgl. Fig. 30.)	Wie bei *Smer. ocellatus*-♀.
Deilephila euphorbiae L.	37 ♂♂: Wie bei *Smer. ocellatus*-♂.	Wie bei *Smer. ocellatus*-♂.	78 ♀♀: Wie bei *Smer. ocellatus*-♀; jedoch meist (72) 1 einziger Eindruck.	Wie bei *Smer. ocellatus*-♀.
Chaerocampa elpenor L. (= *Deilephila elpenor L.*)	5 ♂♂: Breiter tiefer Eindruck im Centrum des 9. Segmentes; große Wülste, die nach hinten zu breiter werden. (Vgl. Fig. 31.)	10. Segment schwach bogenförmig nach vorn ausgezogen.	7 ♀♀: 2 kurze lineare Eindrücke im 8. und 9. Segment, am vorderen Ende des 9. und am hinteren Ende des 8. Wülste flach. (Vgl. Fig. 32.)	9. Segment bogenförmig, 10. nach vorn breit dreieckig ausgezogen.
Metopsilus porcellus L. (= *Deilephila porcellus*)	1 ♂: Tiefer Eindruck. Wülste nicht dick; die ganze Anlage herzförmig. (Vgl. Fig. 33.)	Segmente normal.	1 ♀: 2 gesonderte, lineare Eindrücke, beide gleichlang, am vorderen Ende des 9. und hinteren Ende des 8. Segmentes; Wülste im 8. Segment breiter als im 9. (Vgl. Fig. 34.)	9. Segment kurz bogenförmig, 10. in feiner Linie sehr spitz dreieckig ausgezogen.
Pterogon proserpina Pall.	4 ♂♂: Kurzer linearer Eindruck in der Mitte des 9. Segmentes mit ovalen Wülsten (2) oder an dessen vorderem Ende mit herzförmigen Wülsten mit der Spitze nach vorn (2). (Vgl. Fig. 35a u. b.)	Grenze des 10. Segmentes entweder unterbrochen (2) oder unterbrochen und nach hinten gebogen (2).	8 ♀♀: 1 linearer Eindruck (2) oder 2 getrennte Eindrücke (6), die dann bloß langgezogen punktförmig erscheinen; Höcker sehr flach. (Vgl. Fig. 36.)	9. und 10. Segment nach vorn verlängert.
2. *Bombycimorpha.* Fam.: **Bombycidae.** *Bombyx mori L.*	2 ♂♂: Kurzer linearer Eindruck am hinteren Ende des 9. Segmentes; ovale Höcker. (Vgl. Fig. 37.)	Grenzlinie des 10. Segmentes geht bis an die Seiten der Höcker heran.	4 ♀♀: 1 einziger, tiefer, verschmolzener Eindruck, ohne jede Höcker. (Vgl. Fig. 38.)	10. Segment nach vorn, 8. nach hinten ausgezogen.
Fam.: **Saturniidae.** *Antheraea pernyi Guér.*	2 ♂♂: Kurzer, linearer, tiefer Eindruck in der Mitte des 9. Segmentes; zwei starke Wülste, die sich herzförmig, mit der Spitze nach vorn, vereinigen. Wie bei Pter. proserpina-♂.	Segmentgrenzen normal und scharf.	2 ♀♀: 1 verschmolzener Eindruck; jedoch ist die ursprüngliche Zweizahl noch deutlich an der Lage der Höcker zu erkennen; im 9. Segment finden sich flach erhabene Höcker, im 8. dagegen 2 größere Wülste. (Vgl. Fig. 39.)	9. und 10. Segment schwach bogenförmig nach vorn ausgezogen, das 8. mit einem kleinen Bogen nach hinten gekrümmt.

Artname	Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei den ♂♂-Puppen	Verhalten der letzten Abdominalsegmente bei den ♂♂-Puppen	Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei den ♀♀-Puppen	Verhalten der letzten Abdominalsegmente bei den ♀♀-Puppen
Antheraea menippe.	1 ♂: Breiter, tiefer, linearer Eindruck mit 2 nicht sehr starken, halbkreisförmigen Wülsten; die ganze Anlage am hinteren Rande des 9. Segmentes. (Vgl. Fig. 40.)	Grenzlinie des 10. Segmentes bis an die Seiten der Höcker, wulstig erhöht, herangehend.	1 ♀: 2 gesonderte, ziemlich tiefe lineare Eindrücke mit ziemlich flachen Höckern. Anlage im 8. Segment mondsichelförmig. (Vgl. Fig. 41.)	9. Segment schwach bogenförmig ins 8. hineinragend, das 10. spitz dreieckig nach vorn ausgezogen.
Antheraea mylitta.	3 ♂♂: Kurzer linearer Eindruck mit in die Breite gezogenen Höckern. Die ganze Anlage liegt von der Mitte bis zum hinteren Ende des 9. Segmentes in einer besonderen Grube. (Vgl. Fig. 42.)	10. Segment in der Mediane keine scharfen Grenzlinien.	1 ♀: 2 kurze, tiefe Eindrücke mit flachen Höckern im 8. und 9. Segment. Lage wie bei *Saturnia pavonia*-♀.	Grenzlinien des 9. und 10. Segmentes normal wie bei *Saturnia pavonia*-♀.
Caligula simla.	2 ♂♂: Tiefer Einschnitt von der Mitte bis zum hinteren Rande des 9. Segmentes, nach hinten zu breiter werdend (keilförmiger Eindruck), mit großen halbkreisförmigen Wülsten. (Vgl. Fig. 43.)	Grenzlinie des 10. Segmentes kurz vor den Wülsten unterbrochen.	1 ♀: 2 gesonderte lineare Eindrücke: Eindruck im 8. Segment viermal größer als der im 9. Höcker fehlen ganz. (Vgl. Fig. 44.)	9. Segment macht einen flachen Bogen nach dem 8. zu; das 10. ist ausgezogen, aber in der Mitte unterbrochen.
Eacles imperialis.	4 ♂♂: Kurzer, tiefer Eindruck von der Mitte des 9. Segmentes bis zu dessen Ende, mit ovalen Höckern. (Vgl. Fig. 45.)	Die Grenzlinie des 10 Segmentes ist nur durch spitze Dörnchen angedeutet, die noch vor den Höckern enden.	1 ♀: 1 einziger, langer, linearer Eindruck mit ganz flachen Wülsten nur im 8. Segment. (Vgl. Fig. 46.)	9 Segment normal, nur ist die Grenzlinie in der Mitte durch eine zarte Linie angedeutet; Grenzlinie des 10. Segmentes seitlich durch Dörnchen angedeutet, sonst wieder bis an das hintere Ende des Eindrucks spitz dreieckig ausgezogen.
Saturnia pavonia L.	1 ♂: Kurzer, linearer Eindruck am hinteren Rande des 9. Segmentes mit breiten, flachen Wülsten. (Vgl. Fig. 47.)	Segmentgrenzlinien scharf und deutlich.	3 ♀♀: 2 lineare Eindrücke im hinteren Teile des 8. und vorderen Teile des 9. Segmentes. Eindruck im 8. doppelt so lang als im 9., kleinere, starke, ovale Höcker im 9., größere, flache im 8. Segment. (Vgl. Fig. 48.)	Segmentgrenzlinien normal, ohne jeglichen Fortsatz.
Fam.: Endromididae. *Endromis versicolora L.*	—	-	4 ♀♀: 1 verschmolzener Eindruck mit ovalen Höckern nur im 8. Segment. Wie bei *Smer. ocellatus*.-♀.	Segmentgrenzlinien wie bei *Smer. ocellatus*-♀.
Fam.: Lasiocampidae *Lasiocampa quercus L.* (= *Bombyx quercus L.*)	1 ♂: Kurzer, linearer Eindruck von der Mitte des 9. Segmentes bis zu dessen hinterem Rande; ovale Höcker.	Grenzlinie des 10. Segmentes vor den Höckern unterbrochen.	—	-

Artname	Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei den ♂♂-Puppen	Verhalten der letzten Abdominalsegmente bei den ♂♂-Puppen	Verhalten der Geschlechtsmerkmale bei den ♀♀-Puppen	Verhalten der letzten Abdominalsegmente bei den ♀♀-Puppen
Macrothylacia rubi L. (= *Bombyx rubi L.*)	—	—	3 ♀♀: 2 lineare Eindrücke; wie bei *Chaerocampa elpenor*-♀.	Wie bei *Chaerocampa elpenor*-♀.
Malacosoma neustria L.	17 ♂♂: Kurzer, linearer Eindruck mit ovalen Wülsten; ganze Anlage im vorderen Teile des 9. Segmentes.	Grenzlinie des 10. Segmentes unterbrochen und nach hinten umgebogen.	9 ♀♀: 2 gleichlange, lineare Eindrücke, der eine am vorderen Ende des 9., der andere in der Mitte des 8. Segmentes. Beide Eindrücke mit ovalen Höckern, die im 9. Segment ein wenig größer sind. (Vgl. Fig. 49.)	9. und 10. Segment normal, ohne Fortsätze.
Fam.: Lymantriidae. *Lymantria monacha L.* (= *Psilura monacha L.*)	11 ♂♂: Kurzer, linearer Eindruck in der Mitte des 9. Segmentes mit ovalen Wülsten.	Segmentgrenzlinie normal und deutlich.	19 ♀♀: 1 einziger verschmolzener Eindruck ohne jede Höcker.	9. Segment dreieckig ausgezogen. Grenzlinie des 10. verwischt.
Fam.: Notodontidae. *Dicranura vinula L.* (= *Harpyia vinula*)	2 ♂♂: Kurzer, linearer Eindruck mit ovalen Wülsten, teils im Centrum (1), teils am hinteren Rande des 9. Segmentes gelegen (1).	Grenzlinien der Segmente normal und scharf.	8 ♀♀: Entweder 2 lineare Eindrücke (3) oder ein verschmolzener Eindruck (5). Wie bei *Sphinx ligustri*-♀, jedoch fehlen die Höcker in beiden Fällen.	9. und 10. Segment spitz dreieckig ausgezogen, wie bei *Smer. ocellatus*-♀.
Notodonta trepida Esp.	1 ♂: Linearer Eindruck mit ganz flachen Wülsten, der dreimal so lang ist als der verschmolzene des ♀. (Vgl. Fig. 50.)	9. und 10. Segment verschmolzen; eine Grenzlinie zwischen ihnen fehlt.	1 ♀: 1 verschmolzener Eindruck ohne jeden Höcker. (Vgl. Fig. 51.)	9. Segment kurz dreieckig ausgezogen; 10. normal, nur in der Mitte unterbrochen.
Phalera bucephala L.	13 ♂♂: Kurzer, linearer Eindruck, etwas über der Mitte des 9. Segmentes, mit für die kleine Puppe relativ großen Wülsten. (Vgl. Fig. 52.)	Grenzlinie des 9. Segmentes etwas nach hinten eingebuchtet; 10. Segment normal.	17 ♀♀: 1 einziger, verschmolzener Eindruck mit 2 großen Höckern. (Vgl. Fig. 53.)	Grenzlinie des 9. Segmentes geht bis an die Seiten der Höcker, 10. spitz dreieckig ausgezogen, endet mit der Spitze am hinteren Ende des Eindrucks.
3. *Arctiaemorpha.* Fam.: Arctiidae. *Hipocrita jacobaeae L.* (= *Euchelia jacobaeae*).	3 ♂♂: Kurzer, punktförmiger Eindruck in der Mitte des verschmolzenen 9/10 Segmentes; Wülste fehlen. (Vgl. Fig. 54.)	9. und 10. Segment verschmolzen; Grenzlinie fehlt.	1 ♀: 1 einziger Eindruck nur im 8. Segment (!) mit flachen Wülsten. (Vgl. Fig. 55.)	9. und 10. Segment verschmolzen, Grenzlinie des 9. Segmentes unterbrochen ohne Fortsatz ins 8.

Natur, nämlich das im Insektenblut enthaltene Chromogen, abzuspalten und bei Sauerstoffzutritt an der Luft es in ein Melanin überzuführen« befähigt ist. Außer Krukenberg und v. Fürth fand noch Fredericq die Eigenschaft beim Nashornkäfer; viele andere Forscher haben ähnliche Beobachtungen gemacht. Hat man Hämolymphe in einem Uhrschälchen und »verfolgt man den Vorgang der Melanose genauer, so bemerkt man, daß dieselbe gewöhnlich von den Rändern der Flüssigkeitsoberfläche aus beginnt und erst ganz allmählich um sich greift.« (Krukenberg (1), S. 79.) Nach meinen Versuchen scheint es mir, daß oft die Quantität des Fermentes individuell schwankt, ja es kommt sogar vor, daß die Fähigkeit der Melanose dem Blut der Larve eigen ist, der Puppe aber fehlt, oder umgekehrt. Es handelt sich dabei offenbar um ganz komplizierte und noch der Aufklärung bedürftige Verhältnisse.

Gehen wir nunmehr auf die Blutbefunde an Lepidopteren näher ein, so sei es mir gestattet, einige Protokolle ganz ausführlich darzulegen, um den Beweis zu erbringen, daß die Färbungsunterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ so scharf sind, daß man nach der Farbe der Hämolymphe sofort auf das zugehörige Geschlecht schließen kann.

Die Männchenraupen vom Seidenspinner (*Bombyx mori* L.) besitzen eine farblose bis schwach gelbliche Hämolymphe, während die Hämolymphe der Weibchen in einem leuchtend goldgelben Ton sich uns darbietet. Genau so verhält es sich mit den Puppen. Das Protokoll über diese Species lautet:

Tabelle IV. 26. VI. 1912. Erwachsene Raupen von *Bombyx mori.*

Nummer	Untersuchungszeit	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Präparationsbefund
1	$10^{05'}$	farblos bis schwach gelblich	Beginn der Oxydation: $10^{20'}$	♂
2	$10^{06'}$	farblos bis schwach gelblich	Beginn der Oxydation: $10^{22'}$	♂
3	$10^{10'}$	farblos bis schwach gelblich	Beginn der Oxydation: $10^{24'}$	♂
4	$10^{12'}$	leuchtend goldgelb	Beginn der Oxydation: $10^{32'}$	♀
5	$10^{13'}$	farblos bis schwach gelblich	Beginn der Oxydation: $10^{29'}$	♂
6	$10^{17'}$	farblos bis schwach gelblich	Beginn der Oxydation: $10^{33'}$	♂
7	$10^{20'}$	leuchtend goldgelb	Beginn der Oxydation: $10^{42'}$	♀
8	$10^{21'}$	leuchtend goldgelb	Beginn der Oxydation: $10^{40'}$	♀
9	$10^{22'}$	leuchtend goldgelb	Beginn der Oxydation: $10^{39'}$	♀
10	$10^{24'}$	farblos bis schwach gelblich	Beginn der Oxydation: $10^{39'}$	♂
11	$10^{25'}$	leuchtend gelb	Beginn der Oxydation: $10^{47'}$	♀
12	$10^{26'}$	leuchtend goldgelb	Beginn der Oxydation: $10^{47'}$	♀
13	$10^{27'}$	farblos bis schwach gelblich	Beginn der Oxydation: $10^{\;9'}$	♂
14	$10^{29'}$	farblos bis schwach gelblich	Beginn der Oxydation: $10^{41'}$	♂

Tabelle V. 3. VII. 1912. Puppen von *Bombyx mori* L.

Nummer	Untersuchungszeit	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Präparationsbefund resp. äußere Merkmale
1	$8^{22'}$	vollkommen farblos	Oxydation: vorhanden	♂
2	$8^{25'}$	leuchtend goldgelb	Oxydation: vorhanden	♀
3	$8^{26'}$	leuchtend goldgelb	Oxydation: vorhanden	♀
4	$8^{28'}$	ganz farblos, wasserhell	Oxydation: vorhanden	♂

Anmerkung: Die Hoden der Raupe (2 Anlagen zu je 4 Follikeln) und die Ovarien sind gelb gefärbt. Die Hodenanlage ist ca. 8mal größer als die Ovarialanlage. — ♂- und ♀-Raupe ist, da die Farbe der Hämolymphe besonders an den Afterfüßen durchschimmert, sofort schon äußerlich zu erkennen.

Um ein weiteres Beispiel aus einer anderen Gruppe, den Eulen, zu bringen, seien die Raupen von *Xanthia flavago* L. erwähnt, die man im Frühjahr in großer Menge in Weidenkätzchen findet. Die ♂♂-Raupen besitzen eine wasserhelle bis manchmal schwachgelbliche Hämolymphe; die Hämolymphe der ♀♀-Raupen zeigt gelbgrüne Färbung.

Tabelle VI. 17. V. 1912. Raupen von *Xanthia flavago* L.

Nummer	Untersuchungszeit	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Präparationsbefund
1	$10^{55\prime}$	wasserhell	Oxydation: vorhanden	♂
2	$10^{58\prime}$	wasserhell mit gelblichem Schimmer	Oxydation: vorhanden	♂
3	$11^{02\prime}$	gelbgrün	Oxydation: vorhanden	♀
4	$11^{04\prime}$	wasserhell bis schwach gelblich	Oxydation: vorhanden	♂
5	$11^{05\prime}$	gelbgrün	Oxydation: vorhanden	♀
6	$11^{08\prime}$	gelbgrün	Oxydation: vorhanden	♀
7	$11^{10\prime}$	gelbgrün	Oxydation: vorhanden	♀

Als letztes und zugleich ältestes Protokoll dieser Art sei die eingangs erwähnte Beobachtung von STECHE an den Puppen des Wolfsmilchschwärmers angeführt. Es war an derselben Stelle bereits gezeigt worden, daß die Hämolymphe der ♂♂-Puppen farblos, die der ♀♀-Puppen aber leuchtend grün ist (s. Tabelle VII, S. 374).

In dieser Art wurden also sämtliche Befunde genau protokolliert. Ich will jedoch, um Weitläufigkeiten zu vermeiden, wiederum zur Tabellenform greifen, um in übersichtlicher Weise das ganze Tatsachenmaterial einer Betrachtung zugänglicher zu machen.

Doch ehe ich dazu übergehe, möchte ich noch eine interessante Tatsache nicht unerwähnt lassen, die die Cocons des Seidenspinners betrifft. In unserem Institute werden schon seit einer Reihe von Jahren Seidenspinner der mailändischen Rasse gezüchtet. Beim Durchmustern der Cocons fiel allgemein auf, daß zweierlei Sorten vorhanden waren, hellgelbe und leuchtend goldgelbe. Kurz vorher hatte ich den Farbunterschied an den Raupen festgestellt, so daß die Annahme nahelag, daß es sich bei den hellgelben Cocons um ♂♂-Puppen und bei den leuchtend gelben um ♀♀-Puppen handle und der Blutfarbstoff eine Rolle bei der Färbung spiele. Ich besaß noch sechs Puppen, vier in leuchtend gelben und zwei in hellgelben Cocons, die ich daraufhin untersuchte. Merkwürdigerweise waren auch die vier goldgelben ♀♀, die beiden hellgelben ♂♂; jedoch wurde ich von dem Züchter der Seiden-

Tabelle VII (nach Steche). Puppen und Imagines von *Deil. euphorbiae* L.

Nummer	Geschlecht der Puppe oder Imago	Datum	Art der Aufbewahrung	Gewicht des Tieres	Gewicht der Hämolymphe	Farbe der Hämolymphe
		1910				
1	♀ = Puppe	13. I.	k. h.	2,74 g	0,69 g	hellgrün
2	♂ = Puppe	13. I.	k. h.	2,40 g	0,675 g	farblos
3	♀ = Puppe	14. I.	k. h.	2,37 g	0,72 g	hellgrün
4	♂ = Puppe	20. I.	k. h.	2,22 g	0,69 g	ganz farblos
5	♀ = Puppe	22. I.	k. h.	2,22 g	0,65 g	hellgrünlich
6	♀ = Puppe	27. I.	k. d.	2,48 g	0,56 g	hellgrün
7	♂ = Puppe	27. I.	k. d.	2,33 g	0,75 g	farblos, wasserklar
8	♀ = Puppe	27. I.	w. h.	2,87 g	0,48 g (!)	leuchtend gelb (!)
9	♂ = Puppe	27. I.	w. h.	1,83 g	0,41 g (!)	wasserklar, farblos
10	♂ = Puppe	29. I.	k. h.	2,45 g	0,72 g	farblos
11	♀ = Puppe	29. I.	k. h.	2,60 g	0,84 g	hell smaragdgrün
12	♂ = Puppe	29. I.	w. d.	2,16 g	0,19 g (!)	getrübt, Tier nicht einwandfrei
13	♀ = Puppe	29. I.	w. d.	2,35 g	0,46 g (!)	hellgrün (!)
14	♂ = Puppe	3. II.	k. d.	2,76 g	0,66 g	wasserklar, Spur gelblich
15	♀ geschlüpft	5. II.	w.	0,980 g	keine Hämolymphe	—
16	♀ = Puppe	10. II.	w. d.	2,017 g	0,05 g (!)	4 Tropfen gelbgrün
17	♂ geschlüpft	10. II.	w. d.	0,558 g	keine Hämolymphe	—
18	♂ geschlüpft	11. II.	w. d.	0,470 g	keine Hämolymphe	—
19	♀ = Puppe	12. II.	k. h.	1,914 g	0,738 g	blaugrün
20	♀ geschlüpft	12. II.	w. d.	0,923 g	—	1 Tropfen: zitronengelb
21	♀, kurz vor Schlüpfen	17. II.	w. h.	2,726 g	0,120 (!)	gelbgrün (keine Eier)
22	♀ geschlüpft	19. II.	w. d.	1,054 g	—	etwas Hämol., intensiv gelb
23	♀ = Puppe	21. II.	k. d.	2,784 g	0,747 g	blaugrün (etwas)
24	♀ = Puppe	26. II.	k. d.	2,815 g	0,890 g	grünblau (mäßig)
25	♂ = Puppe	14. V.	k. d.	1,938 g	0,496 g	hell, farblos
26	♀ = Puppe	14. V.	k. h.	2,340 g	0,274 g	typisch blaugrün

Anmerkung: k. h. = kalt und hell; k. d. = kalt und dunkel; w. h. = warm und hell; w. d. = warm und dunkel.

raupen noch zur rechten Zeit belehrt, daß in seinem Material aus den hellgelben Cocons ebensowohl ♂♂ wie aus den dunkelgelben ♀♀ schlüpften. Damit war also bewiesen, daß der Blutfarbstoff beim Spinnen der Cocons keine Rolle spielt, und dies wurde noch erhärtet durch den Befund an den Cocons einer Rasse, die sämtlich einfarbig manganfarben waren, und ferner durch die Arbeiten von Verson und I. Dewitz (1, 2). Beide Autoren zeigen nämlich, daß der Farbstoff der Lepidopterencocons aus den Spinndrüsen stammt und aus alkalischen Exkreten, die die Raupe kurz vor der Verpuppung absondert. Die Qantität des Farbstoffes der Spinndrüsen und des Exkretes ist es, die eine verschiedene Färbung der Cocons erzeugt (nach Verson) oder, wie im Gegensatz zu Verson Dewitz (2) will, »Belichtung« und »Einfluß der Umgebung.« — Im Biologischen Centralblatt, Bd. 32, Nr. 10 erscheint soeben eine Mitteilung von Toyama über Kreuzungsergebnisse bei Seidenspinnern; er berichtet dort (S. 594) auch über Befunde der Blutfärbung und hat ebenfalls einen Unterschied von gelbem und farblosem Blut beobachtet. Die Tiere mit gelbem Blut spinnen nach ihm gelbe oder sonst gefärbte Cocons, während die der andern meist weiß, selten grün oder kanariengelb sind. Die Farbe des Blutes soll bei Kreuzungen den Mendelschen Regeln folgen, wobei gelb über farblos dominiert. Wie sich diese Angaben mit meinen Befunden vereinigen lassen, müssen erst weitere Untersuchungen lehren.

Die folgende tabellarische Zusammenstellung meiner Befunde enthält jedesmal die Zahl der untersuchten Exemplare Raupen, Puppen oder Imagines, die Hämolymphefarbe und die Oxydationsverhältnisse. In systematischer Hinsicht sei erwähnt, daß ich mich an das System von Claus-Grobben halte und in bezug auf die neuen Namen an den Katalog von Staudinger; die alten Namen sind stets in Klammer dazu vermerkt (s. Tabelle VIII, S. 376—383).

Ziehen wir das Fazit aus der Tabelle, so haben uns die Experimente eindeutig gelehrt, daß man nie einer Abweichung vom normalen Verhalten begegnet; d. h. die Hämolymphe der ♂♂-Raupen und -Puppen zeigt stets hellere, gelbliche Töne, während die der ♂♂ die leuchtend grünen Töne aufweist. Natürlich kann der Grad der Intensität etwas schwanken, so daß sich ♂ und ♀ in bezug auf die Farbe der Hämolymphe nähern, wie z. B. bei *Sphinx ligustri* oder *Smerinthus ocellatus*; im allgemeinen aber halte ich hierdurch die sexuelle Verschiedenheit in der Farbe der Hämolymphe bei Lepidopteren hinreichend bewiesen. Ich kann aber nicht umhin, hier noch auf ein Charakteristikum die Aufmerksamkeit zu lenken, das die Hämolymphe der Imagines betrifft. Prüft man, wie ich das besonders an *Deilephila euphorbiae*-Puppen während ihrer Entwicklung beobachten konnte, die Puppen in verschiedenem Alter, so kann man proportional der Zunahme des Alters bei ♂♂ wie ♀♀ eine Abnahme der Hämolymphe konstatieren. Weit auffälliger ist noch das allmähliche Schwinden

Tabelle VIII. Der sexuelle Farbunterschied der Hämolymphe bei Lepidopteren.

Name	♂ = Raupe			♀ = Raupe			♂ = Puppe			♀ = Puppe			♂ = Imago			♀ = Imago		
	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse
I. Rhopalocera.																		
Fam. **Papilionidae.**																		
Papilio machaon L.	—	—	—	—	—	—	28. III. 1911 7	hellgelblich	—	28. III. 1911 9	grün	—	—	—	—	—	—	—
Fam. **Pieridae.**																		
Pieris brassicae L.	9. XI. 1911 14 23. VIII. 1912 9	hellgelb	Oxydation vorhanden	9. XI. 1911 11 23. VIII. 1912 5	leuchtend gelb	Oxydation vorhanden	7. X. 1911 24	hellgelblich	Oxydation in 9—12′ in braun	7. X. 1911 17	leuchtend goldgelb	Oxydation in 9—11′ in braun	31. V. 1912 8	gelbgrün	—	2. VI. 1912 6	gelbgrün	—
Pieris rapae L.	23. VIII. 1912 4	hellgelblich	Keine Oxydation (?) oder sehr spät	23. VIII. 1912 6	leuchtend grün	Keine Oxydation (?), oder sehr spät	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fam. **Nymphalidae.**																		
Vanessa io L.	13. VIII. 1911 2	schwach hellgrün bis farblos	Oxydation in 2—4′ in schmutzig braun	13. VIII. 1911 4	gelbgrün	Oxydation in 3—6′ in schmutzig braun	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II. Heterocera.																		
1. *Sphingina.*																		
Fam. **Sphingidae.**																		
Smerinthus populi L.																		
nach II. Häutung:	1. VI. 1911 5	schwach hellgrün	Oxydation in schmutzig braun	1. VI. 1911 7	gelbgrün	Oxydation in schmutzig braun												
nach III. Häutung:	11. VI. 1911 7	schwach hellgrün	Oxydation schwankt zwischen 32′—2 Std.	11. VI. 1911 8	gelbgrün	Oxydation schwankt zwischen 30′—2 Std.												
nach IV. Häutung:	16. VI. 1911 9 5. VII. 1911 2	schwach hellgrün	Oxydation in 8—10′ in hellbraun bis schmutzig braun	16. VI. 1911 11 5. VII. 1911 5	gelbgrün	Oxydation in 15—20′ in hellbraun, schmutzigbraun und schwarzbraun (individuell verschieden) Guajakreaktion auf Tyrosinase stark	23. III. 1911 1 1. VII. 1911 17	schwach gelblich bis fast farblos	Oxydation in 10—17′ in schwarzbraun	23. III. 1911 3 1. VII. 1911 19	leuchtend grün	Oxydation in 11—20′ in schwarzbraun	4. V. 1911 3	gelbgrün	—	8. V. 1911 6	gelb	—

Name	♂ = Raupe			♀ = Raupe		
	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse
Smerinthus ocellatus L.						
nach II. Häutung:	14. VI. 1911 7	hellgrün	Keine Oxydation, nur ein Dunklerwerden des Tones. Guajakreaktion negativ	14. VI. 11 9	gelbgrün	Keine Oxydation Guajakreaktion negativ
nach III. Häutung:	4. VII. 1911 4	hellgrün	Keine Oxydation	4. VII. 11 5	gelbgrün	Starke Oxydation in 10—13′ in braun Guajakprobe stark positiv
nach IV. Häutung:	12. VII. 1911 12	hellgrün	Oxydation in 5—7′ in schwarzbraun	12. VII. 11 7	gelbgrün	Oxydation in 5′ in schwarzbraun
Dilina tiliae L. (= *Smerinthus tiliae*) nach III. Häutung:	23. VII. 1911 3	fast farblos	Keine Oxydation	23. VII. 11 2	dunkelgrün	Keine Oxydation
Sphinx ligustri L.						
nach II. Häutung:	3. VII. 11 4	hellgrün	Schwache Oxydation	3. VII. 11 10	gelbgrün	Schwache Oxydation
nach III. Häutung:	18. VII. 11 12	hellgrün Stich ins blaugrün)	Oxydation in 10—12′ in braun	18. VII. 11 8	gelbgrün	Oxydation in 11′ in braun
nach IV. Häutung:	28. VII. 11 6	hellgrün (Stich ins blau)	Oxydation in 10—12′ in braun	28. VII. 11 7	gelbgrün	Oxydation in 6—7′ in braun
Deilephila euphorbiae L.	—	—	—	—	—	—

Name	♂ = Puppe			♀ = Puppe			♂ = Imago			♀ = Imago		
	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse
Smerinthus ocellatus L.	28. X. 1911 17	leuchtend grün, einen Schein heller als beim ♀	Oxydation in 9—15′ in schmutzig braungrün	28. X. 1911 24	leuchtend grün	Oxydation in 10—12′ in schmutzig braungrün	21. IV. 1912 4	leuchtend gelbgrün, gelb herrschend	—	25.—27. IV. 1912 6	leuchtend gelb	—
Dilina tiliae L. (= *Smerinthus tiliae*)	5 IV. 1911 2	schwach gelblich	Keine Oxydation	5. IV. 1911 3	dunkelgrün	Keine Oxydation	—	—	—	—	—	—
Sphinx ligustri L.	11 VIII 1911 16	gelbgrün (etwas schwächer als beim ♀)	Oxydation in 4—7′ in braun	11. VIII. 1911 24	gelbgrün	Oxydation in 4—5′ in braun	8.—16. VI. 1912 11	gelbgrün (gelb überwiegt)	—	10.—20. VI. 1912 8	gelbgrün (mehr gelb)	—
Deilephila euphorbiae L.	14 XI. 1911— III. 1912 78	farblos (in größeren Quantität schwach gelblich;	Starke Oxydation in 3—7′	14. XI. 1911—7. III. 1912 79	dunkelgrün	Starke Oxydation in 3—5′	28. V.—10. VI. 1912 14	gelb	—	6. IV.—11. VI. 1912 12	gelb	—

Name	♂ = Raupe			♀ = Raupe			♂ = Puppe			♀ = Puppe			♂ = Imago			♀ = Imago		
	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse
Pterogon proserpina. Pall.	—	—	—	—	—	—	17 I 12 2	schwach gelblich	—	17. I. 12. 2	gelbgrün	—	—	—	—	—	—	—
2. Bombycimorpha. Fam. Bombycidae. *Bombyx mori L.*	26. VI. 12 8	farblos bis schwach gelblich	Oxydation in 10—16′	26. VI. 12 6	leuchtend goldgelb	Oxydation in 17—22′	3 VII. 1912 2	vollkommen farblos	Oxydation vorhanden	3. VII. 1912 4	leuchtend goldgelb	Oxydation vorhanden	—	—	—	—	—	—
Fam. Saturniidae. *Saturnia pavonia L.*	24. VII. 12 3	leuchtend gelb	—	24. VII. 12 4	leuchtend grün	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fam. Lasiocampidae. *Malacosoma neustria L.* Freilandtiere: nach III. Häutung:	6.—7. VII. 1911 4	fast farblos	Keine Oxydation	6.—7. VII. 1911 7	gelbgrün	Keine Oxydation												
nach IV. Häutung:	6. VII. 11 13	fast farblos	Keine Oxydation	6. VII. 11 27	gelbgrün	Keine Oxydation												
nach V. Häutung:	17. VI. 11 8 27. VI. 11 5	fast farblos	Oxydation in 5—7′ in mattbraun	17. VI. 11 11 27. VI. 11 14	gelbgrün	Oxydation in in 6—11′ in schmutzigbraun	4 VII. 1911 26	farblos	Oxydation in 4—8′ in hellbraun. Guajakprobe schwach	4. VII 1911 34	gelbgrün	Oxydation in 6—12′ in schwarzbraun	—	—	—	—	—	—
Macrothylacia rubi L. (= *Bombyx rubi L.*) nach IV. Häutung:	5. VIII. 11 9	schwach hellgrün bis farblos	Oxydation in 2—8′ in schwarz	5. VIII. 11 19	gelbgrün	Oxydation in 4—6′ in schwarz	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Fam. Lymantriidae. *Stilpnotia salicis L.* (= *Leucoma salicis*)	22. VII. 12 3	hellgelb	—	22. VII. 12 4	leuchtend gelbgrün	—	22 VII 1912 6	hellgelb	—	22. VII. 1912 3	leuchtend gelbgrün	—	—	—	—	—	—	—
Lymantria dispar L. (= *Ocneria dispar L.*) von III.—V. Häutung stets in größeren Mengen	7. V.—3. VI. 1912	schwach gelblich	Oxydation in 6—10′ in braun	7. V.—3. VI. 12	gelbgrün	Oxydation in 8—14′ in braun	7 VI –24. VI 1912	schwach gelblich	Oxydation in 4—8′ in braun	12. VI. –24. VI. 1912	rötlich	Oxydation in 10—12′ in braun	21.—24. VI. 1912 38	gelb	—	23.—28. VI 1912 55	gelb	—
Lymantria monacha L. (= *Psilura monacha*) 1911 und 1912 in größeren Mengen	21. VII. 11. 12	hellgelblich	Keine Oxydation	21. VII. 11 24	dunkelgrün	Keine Oxydation	22. VII 1911 8	hellgelblich	Keine Oxydation	22. VII. 1911 14	rötlich	Keine Oxydation	25. VII. 1911 14	leuchtend gelb	—	25. VII. 1911 18	leuchtend gelb	—

Name	♂ = Raupe			♀ = Raupe			♂ = Puppe			♀ = Puppe			♂ = Imago			♀ = Imago		
	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsv nisse	der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der unsersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse
Fam. **Notodontidae.**																		
Dicranura vinula L. (= *Harpyia vinula*) erwachsen	26. VII. 12 5	hellgelb	—	26. VII. 12 7	leuchtend gelbgrün	—	VIII. 1912 2	hellgelb	Keine Oxydation	20. VIII 1912 4	leuchtend gelbgrün	Keine Oxydation	—	—	—	—	—	—
Phalera bucephala erwachsen	22. VIII. 1912 7	hellgelb	Langsame Oxydation	22. VIII. 1912 12	leuchtend grün	Langsame Oxydation	13 III. 1911 2 VIII 1912 13	schwach gelbgrün (mehr gelb)	Oxydation in 3—5′ in braun	13. III. 1911 4 30. VIII. 1912 12	leuchtend gelbgrün	Oxydation in 3—5′ in braun	—	—	—	—	—	—
3. Noctuina. Fam. **Noctuidae.**																		
Agrotis segetum Schiff. aus Kartoffeln	5. IX. 1911 14	wasserhell	Oxydation in 13—15′ in schwarzbraun	5. IX. 1911 10	schwach gelb	Oxydation in 10—15′ in schwarzbraun	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Mamestra pisi L.	17. VIII. 1911 9	schwach hellgrün	Oxydation in 3—4′ in braun	17. VIII. 1911 27	leuchtend gelbgrün	Oxydation in 3—7′ in braun	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Xanthia flavago F.	16. V. 12 3	wasserhell, kaum gelblich	Langsame Oxydation	16. V. 1912 4	gelbgrün	Langsame Oxydation	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Taeniocampa stabilis View.	—	—	—	28. VI. 12 5	intensiv leuchtend grün	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4. Geometrina. Fam. **Geometridae.**																		
Tephroclystia debiliata Hb.	2. VI. 1912 4	schwach gelblich	Langsame Oxydation	2. VI. 1912 5	grün	Langsame Oxydation	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Amphidasis betularia L.	21. VII. 12 5	hellgelblich	Keine Oxydation	21. VII. 12 6	leuchtend grün	Oxydation in 12—17′	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5. Arctiaemorpha. Fam. **Arctiidae.**																		
Arctia caja L.	12. VII. 12 1	gelb	Starke Oxydation in 3′	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6. Tineaemorpha. Fam. **Tineidae.**																		
Hyponomeuta evonymella L	20. VI. 12 7	hellgelb	Oxydation in 10′	20. VI. 12 9	leuchtend gelbgrün	Oxydation in 10—15	5 VI. 1912 3	hellgelb	Oxydation vorhanden	25. VI. 1912 7	leuchtend gelbgrün	Oxydation vorhanden	—	—	—	—	—	—

des grünen Farbstoffes bei den ♀♀, so daß der gelbe Bestandteil der Hämolymphe mehr und mehr vorherrscht. Ich kann mich nun der Ansicht nicht verschließen, daß das Verhalten folgendermaßen zu erklären ist. Die leuchtend gelbe Farbe in der winzigen Menge Hämolymphe beim Männchen rührt davon her, daß nach Verbrauch der Flüssigkeit, die anfangs schwach gelblich erschien in der Raupe und Puppe, einfach Konzentration des Farbstoffes eingetreten ist. Beim Weibchen liegt die Sache etwas anders. Hier ist der grüne Farbstoff aus dem Blute genommen worden, um ihn in andern Organen abzusetzen, so z. B. in die grünen Eier (nach Poulton) (1), oder er wird — es handelt sich, wie ich später zeigen werde, um ein nur wenig verändertes Chlorophyll — im Organismus durch irgendwelche Einwirkungen so umgeändert, daß er — wenn v. Linden recht hat — in andern Farbtönen in der Epidermis usw. niedergeschlagen auftritt. Es wird nach physiologisch-chemischen Untersuchungen der Gräfin v. Linden (1) »das Chlorophyll zunächst gelöst, dann von den Darmzellen als Chlorophyllan aufgenommen, noch grüngelb durch das Blut und amöboide Zellen überall in den Geweben verbreitet und schließlich in der Epidermis der Puppe und Imago (bei *Vanessa*) als roter Farbstoff ausgeschieden.« — Daß auch Licht und Dunkelheit große Einflüsse auf die Gestaltung der Pigmente haben, ersieht man aus einem Beispiel, das Forel uns einmal geschildert hat. Es betrifft die Raupe von *Saturnia carpini*. Die Raupen, »die in den letzten Raupenstadien in der freien Natur nur selten schwarze Ringe beibehalten«, zeigten, in »dunklen, geschlossenen Holzschachteln gehalten, mehr oder weniger breite schwarze Ringe bis zur Verpuppung.« Zum Vergleiche im Freien von Forel aufgesuchte Raupen an derselben Stelle, woher die andern zu seinen Versuchen stammten, »waren ausnahmlos ganz grün«, ein Beweis dafür, daß »das Dunkelbleiben der Raupen dem Mangel an Lichtwirkung und daß das Grünwerden umgekehrt der Einwirkung der Sonnenstrahlen zu verdanken ist.« — Ja, es ist sogar gelungen, dunkel gefärbte Exemplare durch »Einwirkung direkten Sonnenlichtes« umzufärben. So berichtet Przibram (3) von seinen Zuchtversuchen mit *Mantis religiosa*, daß er es erreicht habe, braune *Mantis*, die bei 17° gehalten wurden, grün zu färben, sobald er sie ins Sonnenlicht brachte. Das Grünwerden geschah sogar innerhalb weniger Minuten. Umgekehrt glückte es ihm auch, die umgefärbten grünen Tiere, wenn er sie wieder in diffuses Licht brachte, braun zu färben. Offenbar sind also derartige Pigmente entweder sehr leicht umwandlungsfähig oder es handelt sich, wenn man die Arbeit von Schleip über *Dixippus* heranzieht, lediglich nach Art der Chromatophoren um Kontraktion und Wanderung des braunen Pigmentes, so daß das grüne mehr und mehr sichtbar wird.— Solowiow endlich ist wieder geneigt, Oxydationsvorgängen eine große Rolle bei der Pigmentbildung zuzuschreiben. Er hielt *Vanessa urticae*-Puppen in reinem Sauerstoff und erzielte nach 14 Tagen Falter, denen einige normale schwarze Flecken auf dem Vorderflügel fehlten. Er schließt aus einem Vergleich mit *Vanessa ichnusa*, der seine Sauerstoffexemplare völlig gleichen, daß »man bei der Pigmentbildung dem Atmen mit seinen oxydierenden Prozessen eine größere Bedeutung als der erhöhten Temperatur zuschreiben muß.«

II. Kapitel.

Kritische Übersicht der Literatur über die Hämolymphe bei Lepidopteren.

Die Literatur über die Hämolymphe bei Lepidopteren ist nicht allzu reichlich, jedoch sind einzelne Arbeiten recht eingehend und umfangreich. Insbesondere hat sich L. Cuénot (3) mit dem Blut in der Reihe der Tiere beschäftigt, u. a. auch mit dem der Insekten. Im Anfang des Kapitels über Insekten finden wir folgenden Passus: »Les insectes présentent, à propos du sang, des particularités fort intéressantes; leur vie larvaire, pendant laquelle ils accumulent tant de matériaux de réserve, les plantes dont ils se nourissent, leur existence terrestre, tout cela retentit profondément sur la composition du liquide sanguin, qui présente dans sa partie fluide une complication à laquelle nous ne sommes pas habitués, et qu'aggrave encore la difficulté que l'on a à se procurer une quantité suffisante de sang.«

»Tandis que chez les autres animaux, dans un groupe donné, le sang présente à peu près la même composition, chez les insectes, au contraire, il varie extrêmement d'une espèce à l'autre. Le sang est tantôt rose, rouge ou brunâtre, tantôt jaune ou vert, parfois incolore ou à peine coloré, ce qui est causé par des substances fort diverses.« Cuénot untersuchte nun eine Reihe von Insekten; er beobachtete bei einigen im Blut die von Krukenberg (1) beschriebene Melanose; ferner belegte er die im Blut befindlichen Eiweißkörper nach den Befunden der Gerinnungstemperatur und der Farbe mit neugeprägten Namen. Bei Anwendung von Alkohol findet er sehr oft, daß dieser sich gelblich färbt durch gelbe Pigmente, die er Lutein nennt. Außerdem konstatiert er zuweilen Fibrin und endlich »une substance d'abord dissoute, qui, en dehors de l'animal, noircit et se précipite sous forme de petits granules d'un vert noirâtre;« diese Körnchen hat schon KRUKENBERG (2) »Uranidine« genannt; er findet sie in den Flugmuskeln vom Maikäfer wie auch im Blute vor. Mit Salpetersäure werden nach CUÉNOT diese granula nicht gelöst, sondern sie färben sich nur gelb. Seine Befunde stellt er in einer Tabelle zusammen, in der auch die Farbe der untersuchten Hämolymphe gekennzeichnet wird. Eines geht aus seiner Arbeit klar hervor, nämlich daß er einen Geschlechtsunterschied in der Hämolymphe nicht beobachtet hat, obwohl er mit Raupen experimentierte, bei denen der Unterschied recht evident in die Augen springt. Es sei mir gestattet, die Tabelle zum Vergleich mit der meinigen im ersten Kapitel anzuführen (S. 387).

Daß CUÉNOT den Farbunterschied übersehen hat, scheint mir daran zu liegen, daß ihm oft nur wenige Exemplare, ja manchmal nur eine Raupe zur Verfügung stand.

FREDERICQ experimentierte lediglich mit dem Blut vom Nashornkäfer, das er nach Wegschneiden der Flügel durch einen Längsschnitt in das dorsale Blutgefäß gewann. Die farblose Flüssigkeit schwärzte sich an der Luft sehr schnell, was jedoch verhindert werden konnte, wenn er die Tiere $^1/_4$ Stunde lang in Wasser von 50—55° ließ. Im Schlusse seiner Arbeit kündigt er zwar an, daß er ähnliche Versuche auch bei andern Insektenarten durchführen wolle, jedoch ist mir darüber keine Arbeit zu Gesicht gekommen.

Ebenfalls mit der Schwärzung der Hämolymphe durch das Ferment Tryosinase beschäftigen sich die bereits eingangs erwähnten v. FÜRTH und SCHNEIDER. Ihr Versuchsmaterial bestand in Puppen von *Deilephila elpenor* und *euphorbiae.* Selbst hier beim Wolfsmilchschwärmer haben verwunderlicherweise die Autoren den eklatanten Farbunterschied nicht bemerkt, denn sie sagen (S. 232): »Bei vorsichtigem Anstechen und Ausdrücken einer solchen Puppe erhält man etwa 1 ccm einer hellgrün (!) gefärbten, klaren Flüssigkeit.«

Etwas genauer befaßt sich GRIFFITHS (1. 2) mit dem Blute von Raupen. Er geht vor allem chemisch-analytisch vor und hat bei verschiedenen Raupen (*Vanessa io, Acherontia atropos, Smerinthus tiliae, Pontia brassicae, Noctua pronuba*) das Blut in bezug auf Art und Menge der darin befindlichen Gase und Mineralstoffe untersucht, und auch ihm ist der sexuelle Farbunterschied, der ihm bei *Vanessa io* und *Smerinthus tiliae* hätte begegnen können, entgangen; denn er sagt sogar in dem Kapitel über das Blut der Insekten, indem er alle Gruppen zusammenfassend betrachtet: »In a large number of insects the blood is colourless, although sometimes it is of a green, yellow, or red hue. This

Tabelle IX (nach Cuénot S. 373).

Espèces étudiées	Couleur du sang frais	Albuminoides	Fibrine	Uranidine
Chenille Saturnia pyri . .	Jaune d'or	Hémoxanthine	As. abond.	Gr. noirs
— *Bombyx rubi*	Vert clair	—	0	Pell. noire
— *Bombyx trifolii*	Jaune clair	—	0	0
— *Vanessa antiopa*	Jaune d'or	—	0	0
— *Bombyx castrensis* . . .	—	— (?)	As. abond.	0
— *Chelonia caja*	—	—	0	Pell. noire
Meloe proscarabaeus	—	—	Tr. abond.	Pell. noire
Chenille Bombyx quercus .	Vert clair	— (?)	0	0
— *Pieris brassicae*	Jaune d'or (!)	Hémoprasine	0	Gr. noirs
— *Pieris rapae*.	Vert clair (!)	Hémoprasine	0	0
Larve *Libellula depressa*. .	A peine verdâtre (!)	—	0	0
Hydrophilus piceus	Jaune pâle	Hémophéine	0	0
Blaps mortisaga	A peine jaunâtre	—	0	0
Larve *Dytiscus marginalis*.	—	—	0	0
Nepa cinerea	—	—	Abondante	0
Notonecta glauca	—	—	0	0
Chenille Chelonia pudica .	Brun très clair	—	Tr. abond.	0
— *Liparis dispar*.	Brun clair (?!)	Hémopyrrine	As. abond.	0
— *Harpygia vinula*	Vert émeraude (!)	Hémochlorine	Tr. abond.	0
Larve *Aeschna grandis* . .	Vert (!)	— (?)	0	0
— *Hylotoma rosae*	Vert clair	Sans nom.	As. abond.	0
Chenille Saturnia cynthia .	Jaune d'or	Hémocrocine	0	0
Stenobothrus parallelus . .	Jaune	—	0	0
Gryllotalpa vulgaris	Jaune clair	—	Tr. abond.	0
Chenille Acronycta rumicis	Jaune sale	— (?)	0	0
Pentatoma grisea	Incolore	Sans nom.	0	Gr. noirs
Larve *Chironomus plumosus*	Rouge	Hémoglobine	0	0
Chenille Deilephila elpenor .	Jaune pâle	Sans nom.	0	Pell. noire
— *Deilephila euphorbiae* (d'après Urech)	Vert olive intense (!)	(?)	(?)	(?)

colour is not due to the amoeboid corpuscules, but to the plasma in which they float.«

M. Heidenhain spricht sich beim zehnten Internationalen Medizinerkongreß in einer Diskussion über die Blutkörperchen im Blute der Schmetterlingsraupen aus, erwähnt aber nichts von einem Farbunterschied.

Hollande (1), dessen Arbeit mir nicht zugänglich war, bespricht — einem Referate zufolge — lediglich die »Giftwirkung des Blutes« mancher Insekten. — Bei Studien über Serumfarbstoffe verbreitet sich Krukenberg über das »Melanisieren der Körperflüssigkeit der Lepidopterenpuppen und geht dann noch auf Pigmente und andre Substanzen im Fettkörper usw. ein.

Ferner sind hier noch Arbeiten zu berücksichtigen, die sich nicht speziell mit Hämolymphe befassen; es sind dies insbesondere die Arbeiten über Kastration und Transplantation. Der erste, der sich mit Kastration von Insekten beschäftigte, war J. Th. Oudemans (1. 2.) Durch das Studium der zahlreichen Fälle von Gynandromorphismus bei Insekten und ferner durch die Befunde an kastrierten Vertebraten angeregt, unternahm er es 1895, die Wirkungen der Kastration auf die Raupe des »stark sexuell-dimorphen Schwammspinners« näher zu verfolgen. Er entfernte die Gonaden der Tiere anfangs in der Befürchtung, die Tiere könnten beim Öffnen des fünften Abdominalsegmentes vom Rücken aus infolge zu starken Blutverlustes eingehen, indem er einen Afterfuß abschnitt und sie mit einer gebogenen Pinzette faßte. Es tritt dabei stets Hämolymphe in Tropfen aus; aber der sexuelle Farbunterschied ist Oudemans entgangen.

Sein Nachfolger Vernon L. Kellogg (1) operierte Raupen von *Bombyx mori*, die ja bekanntlich (vgl. Tabelle VIII) einen sehr beträchtlichen Farbunterschied in beiden Geschlechtern zeigen. Er erwähnt davon nichts; daß ihm der Farbunterschied entgangen ist, ist nicht sehr erstaunlich, da er ja die Gonaden durch einfaches Ausbrennen mit einer heißen Nadel zerstörte. Ein Unterschied hätte ihm höchstens auffallen können, wenn er die Afterfüße betrachtet hätte; dort leuchtet nämlich durch die dünne Haut die gelbe Blutfarbe sehr scharf durch; er würde also leicht Exemplare mit gelbem Blut (♀♀) und solche mit farblosem Blut (♂♂) haben unterscheiden können. — J. Meisenheimer (1—6), der, auf den Resultaten der beiden eben genannten Forscher fußend, ebenfalls Kastrations- und Transplantationsversuche am Schwammspinner unternahm und der auch andre Schmetterlingsraupen auf die Brauchbarkeit zu Kastrationszwecken (z. B. *Saturnia pavonia*, *Dicranura vinula* usw.) prüfte, ist gleichfalls der Farbunterschied entgangen. Ich glaubte anfangs, das rühre davon her, daß man beim Arbeiten mit Doppellupe direkt auf die austretenden Blutströpfchen sieht und der Farbunterschied weniger hervortritt. An größeren Raupen habe ich mich von dem Gegenteil überzeugen können; an kleineren Räupchen, die noch sehr wenig Blut besitzen ist dies aber — und Mei-

SENHEIMER hat meist mit kleinen Tieren gearbeitet — bei weitem schwieriger.

Am meisten aber nimmt es mich wunder, daß KOPEĆ (3) den Farbunterschied nicht gesehen hat. KOPEĆ hat nämlich neben Experimenten mit Kastration und Transplantation von Gonaden bei einer Anzahl Lepidopterenspecies (vgl. S. 74) Bluttransfusionen mit Blut des entgegengesetzten Geschlechtes vorgenommen, und er hat mit Mengen gearbeitet, bei denen ihm der Farbunterschied hätte auffallen müssen, zumal da das Blut von Raupen aus dem letzten und vorletzten Raupenstadium herrührte, wo der Farbunterschied am deutlichsten ausgeprägt ist. »Durch einen dorsalen Nadelstich entfernte ich«, sagt er auf Seite 18, »eine möglichst große Menge des Blutes, welches zuerst von selbst ziemlich reichlich herausfließt, nachher aber unter Ausübung eines vorsichtig gesteigerten Druckes aus der Raupe herausgepreßt werden muß, bis der Körper ganz schlaff wird. Das Blut wurde unter Anwendung sterilisierter Instrumente in kleinen Uhrschälchen aufgefangen. In die solcherart behandelten Raupen, deren Geschlecht selbstverständlich vorher genau bestimmt werden muß, wurde nunmehr das ebenso gewonnene Blut aus normalen, andersgeschlechtlichen Exemplaren mittels einer Pravazschen Spritze injiziert. Je nach der Größe der Tiere konnte auf diese Weise $1/_4$ bis $1/_3$ ccm fremden Blutes eingeführt werden« (S. 18). KOPEĆ hat dann sogar nach der Transfusion »in bestimmten Intervallen Blutproben entnommen, aber selbst fünf Tage nach stattgehabter Infusion ließen sich keinerlei Veränderungen erkennen.«

Schon LANDOIS (1864) hat das Blut bei einer Anzahl Raupen untersucht, und er konstatiert in ihm die Anwesenheit von Eiweiß, Globulinen, Fibrin, metallisches Eisen in Lösung und Farbstoffe. Er macht auch Bemerkungen über die Farbe des Blutes, die in der Reihe der Insekten bald (S. 65) wasserhell, oft auch grünlich, gelblich, bräunlich und rötlich sein kann. In einer Tabelle, die der Kürze halber wiedergegeben sein soll, stellt er die Farbbefunde zusammen (S. 390).

Daraus geht wiederum mit Klarheit hervor, daß LANDOIS einen Farbunterschied in der Hämolymphe der Geschlechter nicht kennt.

Ein einziger Forscher nur hat einen sexuellen Farbunterschied in der Hämolymphe von Lepidopteren entdeckt. Es ist BUCKELL, der im Jahre 1890 den Unterschied bei *Biston hirtaria* Cl., einem Spanner, feststellte. Das ist aber der einzige bekannte Fall, dem jedoch kein Gewicht beigelegt wurde.

Tabelle X (nach LANDOIS) (S. 66.).

Name des untersuchten Larvenblutes	Farbe des frischen Blutes
Euprepia caja	bräunlich
Vanessa urticae . . .	nesselgrün
Cossus ligniperda. . .	blaßrötlich
Euthrix potatoria. . .	gelblich
Phryganea	wasserhell
Pontia brassicae . . .	gelblich
Pontia crataegi. . . .	gelblich
Melolontha vulgaris . .	wasserhell
Sphinx ligustri. . . .	olivengrün
Gryllus domesticus . .	wasserhell

Auch POULTON (1), der den grünen Farbstoff im Blute der Lepidopterenlarven zum Ausgangspunkt einer genaueren Untersuchung gemacht hat, kennt keinen Farbunterschied. Allerdings bediente er sich des Abendpfauenauges (*Smer. ocellatus* L.), dessen Puppen gerade in der Farbe der Hämolymphe keinen allzu großen Unterschied zeigen, wie ich das schon in Tabelle VIII gekennzeichnet habe. POULTON hat aber auch noch andre Arten untersucht und schneidet auch die Frage eines Geschlechtsunterschiedes andeutungsweise an, glaubt aber nicht recht an ein solches Vorkommen. Er zeigt auf spektroskopischem Wege, daß der grüne Farbstoff Chlorophyll ist, das etwas verändert als »Metachlorophyll« auftritt, und er ist der Meinung, daß der Farbstoff dazu dient, die Eier zu färben und den jungen Larven durch die grüne Färbung einen gewissen Schutz zu verleihen, der ihnen sonst mangeln würde. Er kommt nun zu der oben erwähnten Frage nach einem eventuellen Geschlechtsunterschied, indem er sagt (S. 280): »Hence it might be supposed that the pigments would be retained in the case of female pupae laying green eggs, but not necessarily always in the cases of males. Nevertheless the pigments appear to be retained equally in both sexes, the only partial exceptions (if any exist) being in the case of dimorphic larvae (green and brown, [*Ch. elpenor*]) of which the females are more generally green and the males brown, and I do not think that there are any authentic instances of such a division.« POULTON ist also der Farbunterschied in der Hämolymphe der Geschlechter leider unbekannt, so daß er niemals Hämolymphe von ♂♂- und ♀♀-Puppen getrennt spektroskopiert hat. — Ich hielt es daher für nicht uninteressant, die Befunde POULTONS nachzuprüfen und sie vor allem von dem Gesichtspunkte der sexuellen Verschiedenheit aus zu studieren.

III. Kapitel.

Spektroskopische Untersuchung der Hämolymphe von Lepidopteren.

a. Technik und Apparatur.

Nachdem durch die im I. Kapitel geschilderten Untersuchungen die sexuelle Differenzierung des Lepidopterenblutes außer Zweifel gestellt war, wandte ich mich der Untersuchung der Natur der grünen resp. gelben Farbstoffe zu. Der Weg wurde hierbei durch die Untersuchungen von Poulton (1) gewiesen. Er untersuchte spektroskopisch die Hämolymphe verschiedener Raupen und Puppen von Schmetterlingen und deren Eier, letztere im auffallenden Sonnenlichte. Er vergleicht die erlangten Resultate mit dem Chlorophyll von Calceolariablättern und gibt auch Spektrogramme von seinen untersuchten Objekten.

Als ich nun gleichfalls begann, spektroskopische Versuche anzustellen, erwiesen sich die üblichen Cüvetten für meine Hämolymphe-untersuchungen als sehr ungeeignet, da mir nur geringe Blutmengen zur Verfügung standen. Ich griff daher zu Glasröhren von 10 mm innerem Durchmesser. Es wurden Stücke von 40, 20, 10 und 5 mm davon abgeschnitten und an beiden Enden geschliffen. Mit Hilfe eines sehr schnell hart werdenden Kittmittels, Marinelack, wurde jedes der Röhrchen auf einen Objektträger aufgekittet. Darauf wurde die zu untersuchende Flüssigkeit bis oben an eingefüllt und das Röhrchen durch Auflegen eines runden Deckgläschens unter Vermeidung von Luftblasen geschlossen; die Adhäsionskraft genügte vollkommen, um das Ausfließen der Lösung aus dem Röhrchen, das, mit dem Objektträger in eine Stativklemme eingespannt, nunmehr horizontal lag, zu verhindern. Bei Lösungen in Äther war schnelles Arbeiten geboten, da der Äther den Marinelack mit der Zeit löste.

Die Apparatur zur spektroskopischen Untersuchung bestand in einem großen Spektralapparat nach Kirchhoff und Bunsen, der mit einem beleuchtbaren Skalenrohr ausgestattet war und eine genaue Ablesung der Absorptionsstreifen ermöglichte. Ferner stand mir noch ein kleinerer Apparat à vision directe zur Verfügung, der eine kleinere Dispersion als der große Apparat besaß und daher schwache Streifen oft schärfer zeigte. Sämtliche spektroskopische Versuche wurden im »Laboratorium für angewandte Chemie« ausgeführt, wo mir Herr Privatdozent Dr. P. Waentig in liebenswürdigster Weise Platz und Apparate zur Benutzung überließ und mir manchen guten Rat während der Dauer der Untersuchung hat zuteil werden lassen; dafür sage ich ihm meinen herzlichsten Dank.

Es wurden nur sog. Absorptionsspektren untersucht, indem hinter die im Röhrchen befindliche, zu untersuchende Flüssigkeit eine helle Lichtquelle gestellt wurde, die ihre Strahlen durch die Flüssigkeit und dann durch einen engen Spalt in den Apparat schickte. Die Beziehung der Skaleneinteilung zu den Wellenlängen wurde durch Aichung mit Emissionsspektren von bekannten Wellenlängen festgestellt.

Es handelte sich vorerst darum die Frage zu beantworten, ob der grüne Farbstoff in der ♀♀-Hämolymphe von Schmetterlingsraupen- und -puppen mit dem pflanzlichen Chlorophyllfarbstoff identisch ist oder ob er Abbauprodukten des Chlorophylls entspricht, wie sie WILLSTÄTTER (1—8) und seine Schüler durch Einwirkung von Alkalien, Säuren und andern chemischen Agentien erhalten und genau spektroskopisch untersucht haben. So hat WILLSTÄTTER Chlorophylline, Phytochlorine, Phytorhodine und andre Spaltungsprodukte aus dem Chlorophyll erhalten können, deren jedes ein charakteristisches Spektrum besitzt.

b. Die spektroskopische Untersuchung der Hämolymphe verschiedener Schmetterlingsraupen und -puppen und von Extrakten pflanzlichen Chlorophylls als Vergleichsmaterial.

1. Die Hämolymphe von Raupen und Puppen.

Es wurde in den oben geschilderten Absorptionsgefäßen die Hämolymphe mehrerer Lepidopterenarten beider Geschlechter untersucht und protokolliert. Auf die Verwertung und Deutung der Befunde möchte ich jedoch erst nach der Schilderung der Untersuchung pflanzlicher Extrakte näher eingehen. Auch seien aus der Fülle der nach den Beobachtungen aufgezeichneten Spektrogrammen nur die charakteristischen wiedergegeben, um die Übersichtlichkeit nicht zu erschweren; dagegen möchte ich es nicht unterlassen, sämtliche Fälle tabellarisch in bezug auf die Ausdehnung der Absorptionsbänder niederzulegen.

Von den mir im Winter 1911 nur zu Gebote stehenden Puppen von Sphingiden wurden *Smerinthus ocellatus*, *Sphinx ligustri* und *Deilephila euphorbiae* untersucht. Es ergab sich dabei folgendes: *Smer. ocellatus*, bei dem in der Puppe ein Geschlechtsunterschied in der Hämolymphe nur schwach vorhanden ist, ergab folgendes Absorptionsspektrum:

Tabelle XI.

Name	Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektragramm Nr.
Smerinthus ocellatus	Hämolymphe von ♀♀-Puppen	40	undurchsichtig Kl. A.[1] Bd. im Rot	undurchsichtig Kl. A. getrübt	dkl., nur 638,8—509,3 durchschimmernd Kl. A. getrübt. T. A. vom grünen Ende an	—	—
		20	dkl. sch. Bd.: 699,5—649,5 vorher und nachher getrübt	getrübt	getrübt T. A. von 513,5 an	—	1
		10	dkl. Bd.: 682,8 – 660 vorher getrübt	—	T. A. von 503,0 an	—	—
		5	schwächeres Bd.: 682,8—660 vorher getrübt Kl. A. dkl. sch. Bd.	—	T. A. von 501,0 an	—	—
Smerinthus ocellatus	Hämolymphe von ♂♂-Puppen	40	undurchsichtig Kl. A. dkl. Bd.	undurchsichtig	etwas grün sichtbar Kl. A.: T. A.	—	—
		20	dkl. sch. Bd.: 682,8—649,5 vorher und nachher getrübt	stark getrübt	T. A. von 527 an	—	2
		10	dkl. sch. Bd.: 682,8—660 vorher getrübt	—	T. A. von 517,8 an	—	—
		5	schw. Bd.: 682,8—660 vorher getrübt Kl. A. dkl. sch. Bd.	—	T. A. von 513,5 an	—	—

---

[1] Abkürzungen der spektroskopischen Tabellen: Kl. A. = kleiner Apparat; wenn nicht Kl. A. besonders vermerkt, dann sind auch im kleinen Apparat keine weiteren Bänder vorhanden; Bd. = Band; dkl. = dunkel; sch. = scharf; schw. = schwach; T. A. = totale Absorption.

Sehr ähnlich verhält sich auch *Sphinx ligustri* als Puppe:

Tabelle XII.

Name	Untersuchungs-objekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Sphinx ligustri	Hämolymphe von ♀♀-Puppen	40	dkl. sch. Bd.: 695 – 639,8 vorher und nachher getrübt	getrübt	T. A. von 513,5 an	—	—
		20	dkl. sch. Bd.: 682,8—660 vorher getrübt	—	T. A. von 509,3 an	—	3
		10	dkl. Bd.: 682,8—660 vorher getrübt	—	T. A. von 501,5 an	—	—
		5	schw. Bd.: 682,8—660 Kl. A. dkl. Bd.	—	T. A. von 494,3 an	—	—
Sphinx ligustri	Hämolymphe von ♂♂-Puppen	40	dkl. sch. Bd.: 690—639,8 vorher und nachher getrübt	getrübt	T. A. von 517,8 an	—	—
		20	dkl. sch. Bd.: 680—665,3 vorher und nachher getrübt	getrübt	T. A. von 509,3 an	—	4
		10	dkl. Bd.: 675—667 vorher getrübt	—	T. A. von 505,3 an	—	—
		5	sehr schw. Bd.: 675—667 Kl. A. dkl. Bd.	—	T. A. von 495 an	—	—

Einen ganz auffälligen Geschlechtsunterschied in der Hämolymphe zeigt bekanntlich *Deilephila euphorbiae* noch in der Puppe. Das spiegelt sich denn auch scharf in dem Spektrogramm wieder:

Tabelle XIII.

Name	Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis aus sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Deilephila euphorbiae	Hämolymphe von ♀♀-Puppen	40	dkl. sch. Bd.: 700—604,5 vorher und nachher getrübt	getrübt	T. A. von 509,3 an	—	—
		20	dkl. sch. Bd.: 695—639,8 vorher getrübt	—	T. A. von 494,3 an	—	5a
		10	dkl. sch. Bd.: 695—670,8 vorher getrübt	—	—	T. A. von 464,2 an	—
		5	schwächeres Bd.: 695—670,8 Kl. A.: dkl. Bd.	—	—	T. A. von 446,8 an	5b
Deilephila euphorbiae	Hämolymphe von ♂♂-Puppen	40	schwach getrübt	—	T. A. von 501,5 an	—	6a
		20	—	—	—	T. A. von 487,3 an	6b
		10	—	—	—	T. A. von 474,9 an	—
		5	—	—	—	T. A. von 452 an	6c

Tabelle XIV.

Name	Untersuchungs-objekt	Schicht-dicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektro-gramm Nr.
Deilephila euphorbiae	Hämo-lymphe von ♀♀-Puppen	40	schw. Bd.: 695—639,8	—	T. A. von 501,5 an	—	—
Äther-ausschüttelung		20	äußerst schw. Bd.: 695—660	—	T. A. von 494,3 an	—	7

Tabelle XV.

Name	Untersuchungs-objekt	Schicht-dicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektro-gramm Nr.
Bombyx mori	Hämo-lymphe von ♀♀-Raupen (leuchtend gelb)	40	dkl. sch. Bd.: 702—660 vorher und nachher getrübt	getrübt	T. A. von 527 an	—	—
		20	dkl. Bd.: 702—670,8	—	T. A. von 517,8 an	—	8
		10	sehr schw. Bd.: 702—682,8 Kl. A.: dkl. Bd.	—	T. A. von 513,5 an	—	—
		5	Bd. fehlt Kl. A.: schw. Bd.	—	T. A. von 505,3 an	—	—
Bombyx mori	Hämo-lymphe von ♂♂-Raupen (hellgelb)	40	—	—	T. A. von 494,3 an	—	9
		20	—	—	—	T.A. von 487,3 an	—
		10	—	—	—	T.A. von 474,9 an	—
		5	—	—	—	T.A. von 463,2 an	—

Analog einem Verfahren bei Pflanzenchlorophyll versuchte ich nun, den Farbstoff aus der Hämolymphe von Wolfsmilchschwärmerpuppen (♀♀) mit Äther auszuziehen; beim Zufügen der ersten Tropfen Äther bildet sich — wahrscheinlich durch Ausfällung von Eiweißkörpern — ein dickes Coagulum; fügt man mehr Äther hinzu und läßt im Dunkeln einen Tag lang stehen, indem man zuweilen das Ganze im Reagensglas schwach durcheinanderschüttelt, so färbt sich der Äther zwar leuchtend gelbgrün, jedoch überwiegt das Gelb; das eigentliche Grün sitzt noch im Coagulum und läßt sich auch durch weiteres Zufügen von Äther nicht extrahieren. Ebenso erging es mir mit ♀♀-Hämolymphe von der Nonne und dem Gabelschwanz. Vielleicht gelingt es später, die technischen Schwierigkeiten hierbei zu überwinden und auch das Grün in einem organischen Lösungsmittel zu lösen. Das Spektrum dieser Ätherlösung vom Wolfsmilchschwärmer zeigt daher nur ein schwaches Band im Rot und die totale Absorption vom grünen Ende ab (s. Tabelle XIV).

Es folgen eine Anzahl Spinnerraupen und -puppen, die im Sommer 1912 untersucht wurden. *Bombyx mori*-Raupen zeigen wieder wie *Deil. euphorbiae* auch spektroskopisch einen evidenten Unterschied in beiden Geschlechtern (s. Tabelle XV).

Bei *Lymantria dispar* und *monacha* ferner ist der Unterschied wieder nicht so stark in beiden Geschlechtern. Interessant ist die spektroskopische Beobachtung der Hämolymphe der *dispar* ♀♀-Puppen, von denen ich schon im I. Kapitel den Farbumschlag von der Raupe zur Puppe von grün in rötlich erwähnte. Daß der grüne Farbstoff hierbei ziemlich stark verändert wird, das zeigt das Fehlen des Bandes im roten Teile des Spektrums. Das Gleiche bei *monacha* nachzuweisen, ist wegen der schnell eintretenden Histolyse unmöglich gewesen; ich bin aber überzeugt, daß auch hier bei dem Farbenumschlag eine Veränderung des grünen Farbstoffes erfolgt sein wird. Ich gebe im folgenden die Spektrogramme über die Versuche wieder (s. Tabelle XVI, S. 398 u. 399).

Von Tagfaltern wurde nur die Hämolymphe von *Pieris brassicae*-Puppen untersucht, die mir im Herbst 1911 in größeren Mengen zu Gebote standen. Es waren in der Überzahl ♀♀, so daß ich die ♂♂-Hämolymphe nur von einer Schichtdicke von 20 mm abwärts untersuchen konnte; der Unterschied zwischen beiden Geschlechtern ist zwar nicht sehr stark, doch immerhin deutlich (s. Tabelle XVII, S. 400).

Tabelle XVI.

Name	Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Lymantria dispar.	Hämolymphe von ♀♀-Raupen (intensiv grün)	40	undurchsichtig	undurchsichtig	undurchsichtig	undurchsichtig	—
		20	dkl. sch. Bd.: 702—630,5 vorher und nachher getrübt	getrübt	T. A. von 509,3 an	—	—
		10	dkl. Bd.: 702—649,5 vorher getrübt Kl. A. sch. Bd.	—	T. A. von 501,5 an Kl. A. schw. Bd. bei etwa 530	—	10
		5	dkl. Bd.: 695,0—660	—	T. A. von 494,3 an	—	—
Lymantria dispar. (Fettkörper durch Zentrifugieren entfernt)	Hämolymphe von ♀♀-Puppen (rötlich)	40	undurchsichtig	undurchsichtig	undurchsichtig	undurchsichtig	—
		20	undurchsichtig Kl. A. getrübt	undurchsichtig Kl. A. getrübt	undurchsichtig Kl. A. T. A. von etwa 570 an	undurchsichtig	—
		10	stark getrübt	stark getrübt	T. A. von 561 an	—	11a
		5	schwach getrübt	—	dkl. Bd.: 549—527 T. A. von 517,8 an Kl. A. dkl. sch. Bd.	—	11b
Lymantria dispar.	Hämolymphe von ♂♂-Puppen (hellgelb)	40	getrübt	—	T. A. von 527 an	—	12
		20	getrübt	—	T. A. von 517,8 an	—	—
		10	—	—	T. A. von 501,5 an	—	—
		5	—	—	T. A. von 494,3 an	—	—

Lymantria monacha	Hämolymphe von ♀♀-Raupen	40	undurchsichtig Kl. Å. dkl. sch. Bd.	undurchsichtig Kl. A. getrübt	undurchsichtig Kl. A. T. A.	undurchsichtig	—
		20	dkl. sch. Bd.: 702—561 vorher und nachher getrübt	getrübt	getrübt T. A. von 513,5 an	—	—
		15 Berkefeld-Filtrat	dkl. sch. Bd.: 702—630,5	dkl. sch. Bd.: 621,5—589	T. A. von 509,3 an	—	13
		10	dkl. Bd.: 695—639,8 vorher und nachher getrübt	getrübt Kl. A. schw. Bd.	T. A. von 509,3 an	—	—
		5	dkl. Bd.: 695—649,5 vorher getrübt	—	T. A. von 501,5 an	—	—
Lymantria monacha	Hämolymphe von ♂♂-Raupen	40	dkl. Bd.: 702—660	—	T. A. von 527 an	—	—
		20	schw. Bd.: 702—670,8	—	T. A. von 517,8 an	—	—
		10	Bd. fehlt	—	T. A. von 509,3 an	—	14
		5	Bd. fehlt	—	T. A. von 497,8 an	—	—
Lymantria monacha Äther-ausschüttelung	Hämolymphe von ♀♀-Raupen	40	dkl. sch. Bd.: 702—639,8	dkl. sch. Bd.: 621,5—596,5	T. A. von 494,3 an	—	15
		20	dkl. Bd.: 702—649,5	—	—	T. A. von 481 an	—

Tabelle XVII.

Name	Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Pieris brassicae	Hämolymphe von ♀♀-Puppen	40	dkl. sch. Bd.: 700—639,8 vorher und nachher getrübt	getrübt	getrübt T. A. von 517,8 an	—	16
		20	dkl. sch. Bd.: 700—649,5 vorher und nachher getrübt	getrübt	getrübt T. A. von 513,5 an	—	—
		10	dkl. sch. Bd.: 695—660 vorher getrübt	—	T. A. von 509,3 an	—	—
		5	schw. Bd.: 682,8—660 Kl. A.: dkl. Bd.	—	T. A. von 501,5 an	—	—
Pieris brassicae	Hämolymphe von ♂♂-Puppen	20	dkl. sch. Bd.: 700—660 vorher und nachher getrübt	getrübt	getrübt T. A. von 522,2 an	—	17
		10	schw. Bd.: 695—670,8 vorher getrübt	—	T. A. von 517,8 an	—	—
		5	Bd. fehlt Kl. A.: schw. Bd.	—	T. A. von 509,3 an	—	—

2. Die Chlorophyllextrakte.

Die Befunde an pflanzlichen Extrakten seien sofort hieran angeschlossen. Außer den üblichen Chlorophyllösungen, die man durch Ausziehen grüner Blätter mit Äther oder Alkohol gewinnt, wurden noch andere organische wie anorganische Lösungsmittel benutzt, um vielleicht eine Identität mit der ♀♀-Hämolymphe zu erzielen. Die Extrakte wurden meist aus getrocknetem oder frischem Spinat gewonnen, der im Winter am leichtesten zu beschaffen war. Zum Vergleich mit der hellgelben ♂♂-Hämolymphe dienten Extrakte aus getrockneten und frischen gelben Randblüten von Leontodon.

Die übliche Chlorophyllösung erhält man durch Extraktion des Spinats mit Alkohol oder Äther. Beide Lösungen zeigen bei starker Konzentration vier Bänder vom Rot bis Grün und eine Absorption von Blau oder dem letzten Ende von Grün ab; die totale Absorption rührt davon her, daß man es nicht ausschließlich mit reinem Chlorophyll zu tun hat, sondern mit Chlorophyll, dem oft noch sog. Allochlorophyll und vor allem »gelbe Farbstoffe, die man als Xanthophylle zusammenfaßt« (Strasburger, S. 52), beigemengt sind. Ganz reines Chlorophyll besitzt nach Strasburger (S. 52) »in alkoholischer Lösung vier Absorptionsbänder im weniger brechbaren Teile des Spektrums und drei im stärker gebrochenen.« Der erste Streifen im Rot, das sog. Brewstersche Band, ist stets charakteristisch für die Anwesenheit von Chlorophyll, so daß es in klinischen Fällen zur Diagnose verwandt wird (vgl. Formanek, S. 275—278); er hält sich am allerlängsten; selbst wenn alle andern Streifen etwa durch geringe Konzentration oder Einwirkung mancher Lösungsmittel schon verschwunden sind, ist er noch deutlich wahrzunehmen. Dies werden einige der nachfolgenden Tabellen klar dartun.

Die ätherische Lösung (10 g Spinat + 25 ccm Äther, 5 Stunden extrahiert, stark fluoreszierend) zeigt folgendes Spektrum (s. Tabelle XVIII, S. 402).

Eine konzentrierte benzolische Lösung verhielt sich ganz ähnlich (20 g frischer Spinat + 50 ccm Benzol, 5 Stunden extrahiert, dann filtriert), nur fehlte das dritte Band ganz, selbst bei großen Schichtdicken (40 mm); das zweite Band verschwindet bei 10 mm, das vierte Band jedoch erst bei 5 mm Schichtdicke. Die Endabsorption kommt der der ätherischen Lösung ziemlich gleich.

Eine besonders reine Chlorophyllösung soll man nach Angabe von Willstätter (S. 179/180) erhalten, wenn man zuerst mit Benzol den

Tabelle XVIII.

Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gehalt in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Ätherische Chlorophylllösung	40	dkl. sch. Bd.: 682,5—593,5	dkl. sch. Bd.: 577,4—563,7	schwächeres Bd.: 537,2—522,2 T. A. von 505,3 an	—	—
	20	dkl. sch. Bd.: 670,8—601,4	schwächeres Bd.: 577,4—563,7	schw. Bd.: 535—522,2 T. A. von 496,5 an	—	18a
	10	1. dkl. sch. Bd.: 666,5—639,8 2. schw. Bd.: 618—601,4	schw. Bd.: 577,4—563,7	sehr schw. Bd.: 535—525 T. A. von 494,3 an	—	18b
	5	1. dkl. sch. Bd.: 662—643,8 2. zieml. schw. Bd.: 613—601,4	ziemlich schw. Bd.: 577,4—563,7	Bd. fehlt Kl. A.: schw. Bd.	T. A. von 487,3 an	—

Spinat auszieht, dann den Blätterrückstand mit Alkohol ½ Stunde behandelt und das Alkoholfiltrat mit Petroläther ausschüttelt. Die beiden Flüssigkeiten werden dann im Scheidetrichter getrennt und die petrolätherische Lösung der spektroskopischen Prüfung unterzogen. Die Untersuchung ergab nur ein dunkles, scharfes Band im Rot, das sehr konstant die Wellenlänge 682,8—660 (bis 5 mm) einhielt. Weitere Bänder konnte ich bei der schön grünen Lösung nicht feststellen, jedoch ist dies wohl der geringeren Konzentration zuzuschreiben, da das Benzol schon zu viel ausgezogen hatte. Charakteristisch ist, daß die totale Absorption mehr in den blauen Teil des Spektrums rückt, bei 40 mm von 484, bei 20 mm von 474,9, bei 10 mm von 446,8 und bei 5 mm von 420,2 λ an; d. h. der Lösung fehlte die große Menge der gelben Bestandteile, die das Verschieben der totalen Absorption oft bis ins Grün bewirken, wie das die Ätherlösung klar vor Augen führt.

Leicht gelingt es auch, Chlorophyll in Kalilauge verschiedenster Konzentration in Lösung zu bringen, am besten durch Einwirken auf getrockneten und gepulverten Spinat;

Tabelle XIX.

Untersuchungsobjekt	Schicht-dicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
$^1/_{10}$ norm. KOH-Chlorophyllösung (dunkelgrün)	10	dkl. sch. Bd.: 670,8—621,5 vorher und nachher getrübt	getrübt Kl. A.: schw. Bd.	getrübt T. A. von 509,3 an	—	19
	5	dkl. sch. Bd.: 660—632,5 vorher getrübt	— Kl. A.: ganz schw. Bd.	T. A. von 501,5 an	—	—
$^1/_5$ norm. KOH-Chlorophyllösung (dunkelgrün)	10	dkl. sch. Bd.: 670,8—625 vorher und nachher getrübt	getrübt Kl. A.: schw. Bd.	getrübt T. A. von 517,8 an	—	20
	5	dkl. sch. Bd.: 660—632,5 vorher getrübt	— Kl.A.: äußerst schw.Bd.	T. A. von 509,3 an	—	—
$^1/_1$ norm. KOH-Chlorophyllösung (dunkelgrün)	10	dkl. sch. Bd.: 682,8—621,5 vorher und nachher getrübt	getrübt Kl. A.: schw. Bd.	getrübt T. A. von 517,8 an	—	21
	5	dkl. sch. Bd.: 682,8—623,3 vorher getrübt	— Kl. A.: ganz schw. Bd.	T. A. von 501,5 an	—	—

niemals gelingt es beim Spektroskopieren dieser Lösungen mehr als zwei Bänder zu erhalten. Es seien zum Vergleich die Resultate der spektroskopischen Beobachtung an drei Lösungen angeführt. Von 20 mm an aufwärts sind sämtliche konzentrierte Lösungen undurchsichtig; nur im kleinen Apparat zeigen sie ein dunkles Band im Rot und die totale Absorption; im übrigen ist das ganze Spektrum stark getrübt (s. Tabelle XIX).

Neutralisiert man einen Teil der $^1/_1$ normalen KOH-Chlorophylllösung mit $^2/_1$ normaler Essigsäure, gibt darnach nicht zuviel wasserfreien Äther zu und schüttelt vorsichtig, damit keine Emulsion entsteht, so sieht man nach und nach einen großen Teil des grünen Farbstoffes in den Äther übergehen. Untersucht man nun die so gewonnene Ätherlösung, so gelangt man zu folgendem überraschenden Resultat (s. Tabelle XX).

Das Experiment hat also ergeben, daß die $^1/_1$ normale Kalilauge das pflanzliche Chlorophyll nicht zerstört, sondern es zu einem leicht löslichen Salz umgeändert hat, das auffälliger Weise selbst in hoher Konzentration (vgl. Tabelle XIX.) nicht die vier typischen Bänder zeigt wie bei Äther. Ich kann mich daher kaum der Überzeugung entschlagen, daß die vier typischen Streifen des Chlorophylls nur für Extrakte in organischen Lösungsmitteln charakteristisch sind. Obiger Versuch lehrt ferner, daß die vier Streifen regeneriert werden können, wenn die anorganische Lösung mit einem nicht leicht mischbaren organischen Lösungsmittel leicht geschüttelt wird. Das Fehlen aller übrigen Streifen außer dem BREWSTERschen Band scheint mir daher für anorganische Lösungsmittel das übliche Verhalten zu sein; und diese Annahme wird noch durch weitere Befunde im folgenden gestützt werden, obwohl es sich, wie ich ausdrücklich betonen möchte, immer um ziemlich konzentrierte, dunkle Lösungen handelt.

Beim Experimentieren mit der Kalilaugenlösung fielen mir auch die Untersuchungen BIEDERMANNS ein, welcher bei Insekten (*Tenebrio*) konstatierte, daß oft im Darmtraktus Alkalität herrscht, ja manchmal im vorderen Teile saure, dann alkalische und wieder saure Reaktion im hinteren Abschnitt. Ob dies bei Lepidopteren zutrifft während ihrer Raupenperiode, ist mir leider völlig unbekannt. Daß »kurz vor der Verpuppung die Wände des Mitteldarmes eine reichlich alkalische Flüssigkeit sezernieren, welche nicht nur die Entfernung der letzten Futterreste, sondern auch eine vollständige Reinigung des ganzen Organs besorgt«, ist uns ja durch VERSON beschrieben worden. Jedoch ist wohl anzunehmen, daß eine ev. vorkommende Alkalität sehr gering

Tabelle XX.

Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder in Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Intensiv grüne Ätherchlorophyllösung, gewonnen durch Ausschütteln einer neutralisierten $^{1}/_{1}$ normalen KOH-Chlorophyllösung	40	dkl. sch. Bd.: 682,8—601,4	—	1. Bd. dkl. sch.: 577,4—561 2. Bd. schw.: 537,2—522,2 T. A. von 509,3 an	—	—
	20	dkl. sch. Bd.: 670,8—639,8	schw. Bd.: 618—601,4	1. Bd. schw.: 577,4—563,7 2. Bd. schw.: 535—522,2 T. A. von 501,5 an	—	—
	10	dkl. sch. Bd.: 666,5—639,8	schw. Bd.: 613—601,4	1. Bd. schw.: 577,4—563,7 2. Bd. sch.: 535—525 T. A. von 494,3 an	—	22
	5	dkl. Bd.: 660—639,8	— Kl. A.: schw. Bd.	2. Bd. schw.: 532—525 Kl. A. 1. Bd.: schw.	T. A. von 490,8 an	—

Tabelle XXI.

Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
$^1/_5$ normale $NaHCO_3$ = Chlorophyllösung, schwach alkalisch gemacht durch Na_2CO_3	40	undurchsichtig	undurchsichtig	undurchsichtig	undurchsichtig	—
	25	undurchsichtig, ein Teil etwas heller Kl. A.: dkl. Bd.	undurchsichtig Kl. A.: starkgetrübt	undurchsichtig Kl. A.: T. A.	undurchsichtig	—
	20	dkl. sch. Bd.: 699,5—649,5 vorher und nachher getrübt	getrübt	T. A. von 513,5 an	—	23
	10	dkl. Bd. 682,8—660 vorher getrübt	—	T. A. von 501,5 an	—	—

ist. Um nun eine solche schwache Alkaliwirkung auf pflanzliches Chlorophyll im Reagensglase zu beobachten, extrahierte ich gepulverten Spinat 27 Stunden mit $^1/_5$ normalem Natriumbikarbonat ($NaHCO^3$). Der Extrakt war von dunkel olivgrüner Farbe nach sorgfältiger Filtration durch gehärtetes Filter. Die Lösung wurde nun durch Na^2CO^3 ganz schwach alkalisch gemacht, so, daß das rote Lackmuspapier gerade anfing sich zu bläuen. Die spektroskopische Prüfung ergab (Tabelle XXI).

Ein Steigern der Alkalität ändert an den Spektren nichts, neue Bänder treten nicht auf. Ganz ähnlich verhält sich auch eine Chlorophyllösung in $^1/_{10}$ norm. $NaHCO^3$, die lediglich das Brewstersche Band und die Endabsorption zeigt. — Chlorophyll gilt bekanntlich als wasserunlöslich; daher war ich nicht wenig erstaunt, als es mir glückte, Chlorophyll durch physiologische (0,85 prozentige) Kochsalzlösung zu extrahieren. Eine direkte Einwirkung von destilliertem Wasser auf frischen Spinat, unter Nachhelfen durch Zerreiben im Mörser, bewirkte ein Zerplatzen der Zellen. Das anfangs trübe, grüne Filtrat wurde mehrmals durch gehärtete Filter gegossen, bis es ziemlich klar war. Das Filtrat — es handelt sich höchstwahrscheinlich nicht um eine echte sondern nur um eine kolloidale Lösung —

Tabelle XXII.

Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Physiologische Kochsalzchlorophyllösung (dunkelolivgrün)	40	undurchsichtig Kl. A.: dkl. sch. Bd.	undurchsichtig Kl. A.: stark getrübt	undurchsichtig Kl. A.: T. A.	undurchsichtig	—
	20	undurchsichtig Kl. A.: dkl. sch. Bd.	undurchsichtig Kl. A.: stark getrübt	undurchsichtig Kl. A.: T. A.	undurchsichtig	—
	10	dkl. sch. Bd.: 682,8—660 vorher getrübt	—	T. A. von 494,3 an	—	24
	5	schw. Bd.: 682,8—660 Kl. A.: dkl. sch. Bd.	—	—	T. A. von 487,3 an	—

zeigte ebenfalls nur das dunkle, scharfe Band im Rot und die Endabsorption im letzten Ende vom Grün, trotzdem die Lösung intensiv grün war, während eine nach Augenmaß gleichfarbig gemachte Ätherlösung alle vier Streifen aufwies. Die Annahme, daß für das Fehlen der Bänder vielleicht eine Einwirkung von Pflanzensäuren auf das Chlorophyll beim Zerreiben verantwortlich zu machen sei, erwies sich als unberechtigt, da der wässerige Extrakt durchaus neutral gegen Lackmus reagierte. Der Zusatz einer Base (NH^4Cl) hatte ebenfalls keinen Einfluß auf das Spektrum. — Inzwischen will Herr Privatdozent Dr. Pringsheim (Halle) eine echte wässerige Lösung von Chlorophyll erreicht haben, nachdem sämtliche Zellbestandteile bei der Filtration durch ein Barytfilter zurückgehalten worden waren; ich muß jedoch in bezug auf Einzelheiten auf seine zu erwartende Veröffentlichung verweisen.

Was nun die physiologische Kochsalzchlorophyllösung anbetrifft, so besitzt sie eine dunkel olivgrüne bis braune Farbe, wenn man gepulverten Spinat einen Tag lang mit Kochsalz extrahiert. Ob hier mit dem Chlorophyll eine ähnliche Wandlung eintritt, wie »bei den im Winter sich bräunenden Nadelhölzern«, bei denen nach Strasburger (S. 53) »das in ihren Chloroplasten enthaltene Chlorophyllgrün sich in einen braungrünen Körper verwandelt, aus welchem sich im nächsten Frühjahr das Chlorophyllgrün wieder regeneriert«, vermag ich nicht mit Sicherheit zu sagen. Eines ist aber sicher, nämlich daß außer dem Band im Rot und der Endabsorption kein weiteres Band aufzufinden ist. Das Spektrogramm bietet sich folgendermaßen dar (s. Tabelle XXII).

Um auch hier zu erproben, ob etwa durch Ausschüttelung mit Äther die vier typischen Streifen wieder regenerieren, unternahm ich einen Versuch, der mir aber aus mir unbegreiflichen Gründen mißlang; woran hier die Schwierigkeiten liegen, ist mir vorläufig unerklärlich.

Ich versuchte nun auch, die »gelben Begleiter des Chlorophylls«, wie Willstätter (4) die Xanthophylle treffend nennt, zu isolieren oder auf andre Art aus gelben Blüten zu gewinnen, um sie für die Männchenhämolymphe als passendes Vergleichsmaterial zu verwenden. Die Xanthophyllösungen wurden gewonnen, indem ich auf die gelben Randblüten von Leontodon 70prozentigen Alkohol und Äther einwirken ließ. In wenigen Stunden erhielt man leuchtend gelbe Extrakte nach dem Filtrieren. Auch in physiologischer Kochsalzlösung waren die

Tabelle XXIII.

Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Xanthophylle in 70%igem Alkohol	40	—	—	—	T. A. von 487,3 an	25
	20	—	—	—	T. A. von 481 an	—
	10	—	—	—	T. A. von 474,9 an	—
	5	—	—	—	T. A. von 472 an	—
Xanthophylle in Äther	40	—	—	—	T. A. von 484 an	26
	20	—	—	—	T. A. von 478 an	—
	10	—	—	—	T. A. von 472 an	—
	5	—	—	—	T. A. von 469 an	—
Xanthophylle in phys. Kochsalzlösung (0,85%)	40	—	—	—	T. A. von 481 an	—

Xanthophylle löslich, jedoch bedurfte es hier einer bedeutend längeren Extraktionsdauer. Für die Xanthophylle ist nun ein Spektrum charakteristisch, das keine Bänder enthält, sondern nur eine totale Absorption vom grünen Ende oder dem Anfang von Blau des Spektrums ab. Alle drei Lösungen verhalten sich ziemlich gleichartig (s. Tabelle XXIII).

Ebenfalls eine gelbe Lösung, die an Farbe der Hämolymphe der ♂♂-Puppen von *Deil. euphorbiae* ziemlich gleichkommt, erhält man, wenn man eine konzentrierte alkoholische Chlorophyllösung mit starker Kalilauge versetzt und dann soweit verdünnt, bis man eine intensiv grüne Lösung erhält; schüttelt man dann vorsichtig mit wenig Äther aus, so färbt dieser sich gelb. Das Spektrum gleicht dem der ♂♂-Hämolymphe der Wolfsmilchschwärmerpuppen ziemlich genau; die geringe Abweichung liegt nur an der geringeren Intensität der Ätherlösung:

Tabelle XXIV.

Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
hellgelbe Ätherxanthophyllösung (aus alkoholischer Chlorophyllösung + KOH)	40	—	—	T. A. von 494,3 an	—	27
	20	—	—	—	T. A. von 481 an	—
	10	—	—	—	T. A. von 441,3 an	—
	5	—	—	—	T. A. von 435,8 an	—

3. Nachweis, daß der grüne Farbstoff in der Hämolymphe sowie das pflanzliche Chlorophyll in Kochsalz sich gelöst befinden.

Bevor ich auf den Vergleich der Hämolymphe und der pflanzlichen Extrakte näher eingehe, möchte ich vorerst einen Einwand, den Herr Dr. Pringsheim auf der Zoologenversammlung in Halle 1912 machte, widerlegen. Anläßlich der Demonstration der Spektrogramme der Hämolymphe wurde von ihm der Einwand gemacht, daß das typische Brewstersche Chlorophyllband auch davon herrühren könnte, daß Chlorophyllteilchen aus der im Darm enthaltenen Nahrung zufällig mit in die Hämolymphe gekommen seien. Obwohl schon, wie bereits erwähnt, die möglichst reine Gewinnung der Hämolymphe durch das vorsichtige Entnehmen durch Anstechen der Afterfüße resp. der Flügeldecken bei Puppen ziemlich gewährleistet wurde, unternahm ich, da auch die echte Löslichkeit des Chlorophylls in phys. Kochsalz bezweifelt wurde, folgenden Gegenbeweis. Am 5. VII. 1912 wurde das Blut von 120 Nonnenweibchenraupen durch Sektion einiger Afterfüße abgezapft, so daß mehrere Kubikzentimeter erhalten wurden; die Farbe war intensiv grün. Ein Tropfen, unter dem Mikroskop beobachtet, zeigt eine große Fülle von Leukocyten und andern Zellbestandteilen. Gibt man nun die Hämolymphe durch ein gehärtetes Filter und prüft mikroskopisch, so ist zwar die Zahl der Zellbestandteile stark herabgesunken, aber immer noch merklich. Um nun sämtliche Zellbestandteile aus der Hämolymphe zu entfernen, bediente ich mich der als Bakterienfilter rühmlichst bekannten Berkefeldschen Kieselguhrkerzen, die ja Zellen nicht durchlassen. Unter Anwendung einer Wasserstrahlpumpe wurde also die filtrierte Hämolymphe in ein steriles, sauberes Reagensglas abgesaugt; ein Tropfen dieses Filtrates auf einem Objektträger unter Deckglas mikroskopisch besehen, ergab, daß sämtliche Zellen wie Leukocyten usw. verschwunden waren. Die Farbe des Filtrates war aber trotzdem intensiv grün mit einem Stich ins Blau. Durch die Berkefeldfiltration war aber soviel an Substanz verloren gegangen, daß es für eine genaue spektroskopische Prüfung nicht ausreichte. So wiederholte ich am 6. VII. 1912 den Versuch mit 220 ♀-Nonnenraupen; die spektroskopische Untersuchung ergab folgendes Resultat (Tab. XXV).

Daraus ergeben sich nun mancherlei Schlüsse. Vor allem ist vollkommen einwandfrei nachgewiesen, daß das Band im Rot, das für das Chlorophyll so charakteristisch ist, in der Hämolymphe der Lepidopterenraupen und -puppen nicht von einer Verunreinigung durch chlorophyllhaltige Nahrungsteilchen aus dem Darm veranlaßt wird, sondern von einem grünen Farbstoff, der, im Gegensatz zum Chlorophyll im Pflanzenreich (vgl. Tschirch), hier nicht an Zellen gebunden ist, sondern in freier Lösung existiert. — Ferner ergibt sich auch aus dem Versuche, daß die so oft zu verzeichnenden Trübungen des Spektrums lediglich den in der Hämolymphe flottierenden Zellen zuzuschreiben sind; denn sie fallen weg, wenn sämtliche Zellen entfernt sind; das Spektrum wird farbenrein. Mit diesem Wegfall der suspendierten Zellen dürfte auch die blauere Farbe des Berkefeldfiltrates zusammenhängen.

Der zweite Einwand, daß es sich bei der Kochsalzlösung nicht um eine echte Chlorophyllösung, sondern vielleicht um eine Aufschwemmung handle, konnte gleichermaßen durch die spektroskopischen Befunde am Berkefeldfiltrat widerlegt werden. Die Lösung gibt ein klares, frei von Trübungen bleibendes Spektrum, ebenso das Xanthophyll, folgender Art (s. Tabelle XXVI).

Tabelle XXV.

Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
♀♀-Hämolymphe von *Lym. monacha*-Raupen nach Filtration durch gehärtetes Filter (Zellen vorhanden)	20	dkl. sch. Bd.: 702—589 vorher getrübt	schwach getrübt	schwach getrübt T. A. von 509,3 an	—	—
	15	dkl. sch. Bd.: 702—630,5	dkl. sch. Bd.: 621,5—589	T. A. von 509,3 an	—	—
♀♀-Hämolymphe von *Lym. monacha*-Raupen, Berkefeld-Filtration (zellfrei)	20	dkl. sch. Bd.: 702—630,5	dkl. Bd.: 621,5—589	T. A. von 509,3 an	—	28

Tabelle XXVI.

Untersuchungsobjekt	Schichtdicke in mm	Bänder im Rot in λ	Bänder im Orange und Gelb in λ	Bänder im Grün in λ	Bänder von Blau bis ans sichtbare Ende des Spektrums in λ	Spektrogramm Nr.
Chlorophyll in phys. Kochsalzlösung (Berkefeld-Filtrat)	20	dkl. sch. Bd.: 702—660	—	T. A. von 509,3 an	—	—
	10	dkl. sch. Bd.: 682,8—660	—	T. A. von 494,3 an	—	29
	5	schw. Bd.: 682,8—660	—	—	T. A. von 487,3 an	—
Xanthophylle in phys. Kochsalzlösung (Berkefeld-Filtrat)	40	—	—	—	T. A. von 486 an	30

c. Resultate, die sich aus dem Vergleich der Hämolymphe mit den pflanzlichen Extrakten unter Berücksichtigung der Literatur ergeben.

Was zunächst die Befunde der spektroskopischen Beobachtung der Hämolymphe betrifft, so stimmen diese mit den von Poulton (1) gewonnenen Resultaten völlig überein. Auch er findet in der grünen Hämolymphe stets das Brewstersche Band im Rot, die Trübung des Spektrums und die totale Absorption im Blau, oft sehr genau mit meinen Ergebnissen sich deckend. Bei geringer Schichtdicke wird auch bei ihm das Band im Rot ziemlich schwach oder schwindet ganz. Auch das Band im Orange, das mir nur bei *Lym. monacha* zu sehen geglückt ist, konstatiert bereits Poulton bei *P. meticulosa* und *Pygaera bucephalus.* Daß das Band im Orange bei geringerer Schichtdicke schwindet und nur das Band im Rot übrig bleibt, findet er auch und er charakterisiert dies mit den Worten: »Diminishing the thickness of the blood to 8 mm produces nearly the same spectrum [wie bei größerer Schichtdicke], the band in the red being a little narrower, while the band at D cannot be detected.« Eines der Chlorophyllbänder im Grün zu finden, ist auch ihm nicht geglückt. Die totale Absorption bei größeren Dicken in einzelne Bänder aufzulösen, ist Poulton sogar vermöge ganz kleiner Schichtdicken, mit denen ich nie gearbeitet habe, und dank eines ausgezeichneten Zeißapparates bei Hämolymphen mehrerer Arten möglich gewesen. So zeigt die Hämolymphe von *Sphinx ligustri* bei einer Schichtdicke von 3 mm, wo das dunkle Band im Rot schon längst verschwunden ist (S. 287) »three bands at the violet end and an absorption of the extreme end. The bands are the chief band, from 500—480; the second band from 462,5—450; and the third band, from 430—420; the violet being absorbed at 410.« Mit andern Worten, diese drei Bänder sind es, die den drei Bändern des Chlorophylls entsprechen, welche im weniger brechbaren Teile des Spektrums zu sehen sind. Auch untersuchte Poulton Hämolymphe, die in der Puppe von *D. vinula* von grün in rötlich-gelb umgeändert war. Er findet ähnlich meinem Ergebnis an *Lym. monacha,* daß »Bänder nicht sichtbar sind, und bloß das violette Ende von etwa 500 an absorbiert wird«. Von einem Band im Grün erwähnt er nichts; er würde es auch, falls überhaupt vorhanden, bei der Dicke von 2,75 mm wohl kaum haben sehen können. Interessant ist noch die Untersuchung schwach gelber Hämolymphe einer Raupe von *P. meticulosa,* die ohne Zweifel ein ♂ gewesen ist. Leider hat er nur eine sehr geringe Schichtdicke untersuchen können, so daß (S. 284) »the blood, very faintly yellow, produced no effect on the spectrum.«

Auch über Xanthophyll spricht er sich einmal aus; er sagt (S. 286) von der Hämolymphe der *Smer. ocellatus*-Puppe (4 mm): »After adding absolute alcohol to the blood, a bright yellow solution of xanthophyll was obtained, which gave the characteristic spectrum (shifted to the violet) 490—470, 452,5—440, the violet being absorbed at 420.« — Für meinen schon erwähnten Fall, daß bei der Ausschüttelung der ♀♀-Hämolymphe mit Äther ein grünliches Coagulum entsteht, und daß erst nach längerem Einwirken sich der Äther mehr gelb als grün färbt, mit andern Worten, daß es nur gelingt Xanthophylle und nur eine geringe Menge Chlorophyll zu extrahieren, finde ich jetzt eben durch POULTON eine wichtige Stütze in folgenden Worten (S. 292): »Ether precipitates the combined pigments and proteid in the form of a green jelly (the upper part is generally darkened), and for some hours dissolves no coloured constituent. Eventually, howewer, it becomes bright yellow with xanthophyll; while if the green coagulum be broken up in the ether more xanthophyll is dissolved, and a small quantity of green fluid containing chlorophyll remains at the bottom. This, howewer, is not dissolved in ether.«

In bezug auf die Farbstoffe in der Hämolymphe kommt POULTON, soweit es sich nicht um eigne Pigmente der Larve, sondern um »derived pigments« handelt, d. h. solche, die aus der Pflanzennahrung der Tiere herrühren, zu der Auffassung, daß es sich um Chorophyll oder besser um »Metachlorophyll« und Xanthophyll handelt. Ein etwas andres Chlorophyll besitzt nur die Puppe von *Ephyra punctaria*, das POULTON daher »Ephyrachlorophyll« genannt hat. Sonst aber (S. 270) »it may be generally stated that all green colouration without exception, as far as I have investigated the subject, is due to chlorophyll; while nearly all yellows are due to xanthophyll. All other colours (including black and white) and some yellows, especially those with an orange tinge, are due to the proper pigment. The derived pigments often occur dissolved in the blood, or segregated in the subcuticular tissues (probably the hypodermis cells), or even in a chitinous layer, closely associated with the cuticle itself.« — Zieht man nun Vergleiche zwischen den Spektren pflanzlicher Extrakte und denen der Hämolymphen, so ist der Schluß wohl gerechtfertigt, daß es sich in der grünen Hämolymphe der ♀♀, wenn auch nicht gerade um unverändertes Chlorophyll selbst, so doch wenigstens um ein Chlorophyllderivat handelt, das ein nur ganz schwach verändertes Chlorophyll repräsentiert. Mit keinem der WILLSTÄTTERschen Abbauprodukte ließ es sich nur annähernd vergleichen, ein weiterer Beweis dafür, daß der Abbau nur ganz geringfügiger Art sein kann, mag man das Derivat nun »Metachlorophyll« wie POULTON oder anders benennen. Vielleicht gelingt es später noch einmal, den grünen Farbstoff in irgend eine Lösung zu bringen, bei der sämtliche oder wenigstens mehr als zwei Chlorophyllstreifen im Spektrum erhalten werden. — Bei der ♂♂-Hämolymphe handelt es sich dagegen lediglich um die gelben Bestandteile des Chlorophylls; während in der grünen ♀♀-Hämolymphe eigentliches schwach verändertes Chlorophyll, Allochlorophyll und Xanthophylle existieren, sind in der gelben ♂♂-Hämolymphe nur Xanthophylle vorhanden, abgesehen von den Fällen, wo auch die ♂♂-Hämolymphe etwas »Metachlorophyll«, jedoch in geringerem Maße als bei ♀♀, enthält. — CUÉNOT (3) schließt sich der POULTONschen Ansicht an und meint nach genauen Versuchen, daß »kein Hindernis vorliegt anzunehmen, daß das Lutein des Blutes Xanthophyll ist.«

Daß das Metachlorophyll der Nahrung der Raupen entstammt, ist wohl ziemlich sicher. Daß ferner das Chlorophyll der Nahrung tatsächlich im Darm gelöst wird und »als Chlorophyllan (v. LINDENS (1) die Darmzellen passiert, um von hier aus in den Blutstrom zu gelangen«, das hat uns v. LINDEN gezeigt und ferner CUÉNOT (3), der ein Experiment von BLANCHARD erwähnt, indem er sagt (S. 376): »On peut d'ailleurs constater artificiellement le passage du pigment, en nourrissant des Vers à soie avec des feuilles de murier saupoudrées d'indigo ou de carmin, les matières colorantes passent dans le sang, qu'elles colorent en bleu ou en rouge, suivant exactement la même voie que les lutéines de la plante.« Daß endlich die grüne Hämolymphe mit dem im Darm in Lösung befindlichen Chlorophyll identisch ist, beweist ein Fall, den uns POULTON noch mitteilt. »Another brown individual of the same species«, (*P. meticulosa*-Raupe) sagt er, »was examined at the same time. When gently compressed it emitted a clear green fluid from the mouth, exactly resembling the blood of a green individual in its colour and transparency when examined in a thickness of 2,25 mm (except that this was a little darker). The spectrum showed the band in the red from 655—685, while the blue was cut off at 500, darkened to 520. The band was very sharp and distinct.

The blood of this individual was also examined, and it was of the same colour as the last, and possessed the same spectroscopic characteristics. This observation upon the green fluid from this digestive tract is important, because it serves to identify the chlorophyll in the blood with that taken in as food.« Er glaubt zwar, daß man in größeren Schichtdicken und guter Beleuchtung vielleicht doch einen Unterschied hätte wahrnehmen können. Er fährt dann fort: »It is also noteworthy that the chlorophyll was present in solution.«

Durch diese Ergebnisse über die Verteilung von Chlorophyll und Xanthophyll in ♀♀- und ♂♂-Hämolymphe kann man zu dem Schluß kommen, daß beim ♀♀ das im Darmtraktus gelöste Chlorophyll nur schwach verändert als »Metachlorophyll« mitsamt den Xanthophyllen durch die Darmzellen wandert und ins Blut aufgenommen wird, während bei den ♂♂ der Abbau mehr oder weniger weit geht, so daß meist nur die Xanthophylle in die Hämolymphe gelangen. Das Resultat am Chlorophyll »wäre nun physiologisch insofern interessant, als der unveränderte Durchgang einer so komplizierten und labilen Verbindung, wie das Chlorophyll, durch die Darmwand gerade nach den neueren Anschauungen, wie sie besonders von ABDERHALDEN vertreten werden, sehr überraschend ist« (STECHE (1) S. 275). Nach der Ansicht von ABDERHALDEN (1) erfolgt im Verdauungstraktus »eine gründliche Zerstörung der einzelnen Nahrungsstoffe«. »Ein Gemisch gänzlich indifferenter Bausteine bleibt übrig und diese gelangen dann zur Resorption. Sie stehen teils den einzelnen Organzellen direkt zur Verfügung, zum Teil findet bereits in der Darmwand ein Aufbau zu komplizierteren Verbindungen statt« (S. 13). Die Möglichkeit, daß das Chlorophyll beim ♀ im Darm erst soweit abgebaut würde wie beim ♂ und darnach wieder synthetisch gebildet, ist sehr unwahrscheinlich, obwohl MAC MUNN (2) dies für das »Enterochlorophyll« in der sog. »Leber« und andern Anhängen des Enterons bei Wirbellosen annimmt. Die Synthese eines so hochkomplizierten Körpers, wie das Chlorophyll, bei unsern Raupen ist aber kaum anzunehmen, »zumal diese Synthese doch auch in andern Fällen von enormer Wichtigkeit für den Tierkörper sein müßte« (STECHE (1), S. 275).

Daß der grüne Farbstoff resp. gelbe Farbstoffe der Hämolymphe für die Färbung der Eier und jungen Larven Verwendung finden und als Schutzfärbung wirken, hat bereits POULTON (1) dargelegt; und dies ist ganz unverkennbar. Es könnte nur der berechtigte Einwand gemacht werden, daß bei einigen Arten die Eier einen rötlichen oder bräunlichen Ton haben und somit die Theorie nicht stimmt. Dagegen ist einzuwenden, und das hat auch schon POULTON erkannt, daß oft der grüne Farbton der Raupenhämolymphe in der Puppe gänzlich umschlägt, so in einen rötlichen oder bräunlichen Ton. Diese Formen sind es nun auch, deren Eier dann rötlich oder bräunlich gefärbt sind. Ich selbst habe dies besonders an *Lym. dispar* und *monacha*-Puppen beobachtet, wie das schon Tabelle VIII zeigt, so daß die Theorie POUL-

TONS, daß die Farbstoffe der Hämolymphe zur Schutzfärbung für die Eier verwendet werden, vollkommen sichergestellt ist. Er sagt, indem er zeigt, daß alle Arten, deren Eier grün gefärbt sind, grünes Blut besitzen (S. 280): »I have examined the blood in the pupae of the following species which lay green eggs: — *Smerinthus ocellatus*, *populi* and *tiliae*, *Sphinx ligustri*. In all cases the blood is green. *E. angularia* is also another instance, the larva before pupation, the pupa itself, and the eggs being greenish. On the other hand, *D. vinula* lays large eggs, but they are reddish-brown from a deposit in the chitinous covering, and resemble spots on the leaves — to the upper sides of which they are affixed — and the larva are black and are protected in the same way. In this species the blood of the pupa has lost the green colour which it possessed in the larva, becoming brownish — yellow.«

Während die Hämolymphe derjenigen Imagines, deren Eier grün gefärbt sind, nach der Ablage der Eier eine gelbe Farbe zeigt, erweist sich die der Arten, die leuchtend gelbe Eier ablegen (z. B. *Pieris brassicae*) in der Imago als gelbgrün; das Grün verschwindet also bei diesen nicht ganz, während es bei jenen insgesamt oder wenigstens in sehr hohem Maße auf die Eier verwandt wird.

Anhangsweise zu diesem Kapitel sei mir noch gestattet, auf einiges aus der Literatur einzugehen, das sich auf die Untersuchung grüner Pigmente im Tierreich und ihrer Identifizierung mit dem pflanzlichen Chlorophyll bezieht. — J. VILLARD untersuchte die grünen Pigmente aus den Flügeldecken und andern Hautteilen von dem Orthopteron *Oedipoda parapleura* und Tenthredinidenlarven nach ihrer Lösung. Er findet beim Spektroskopieren das typische Chlorophyllband im Rot wie bei einem alkoholischen Chlorophyllextrakt. Er zeigt auch, daß dieses Band trotz Einwirkung von Säuren und Basen persistiert. Er schließt daraus, daß das grüne Pigment bei *Oedipoda* und *Tenthredo* Chlorophyll ist, oder besser nach vorliegenden Versuchen auch hier »modifiziertes Chlorophyll.« Auch hat VILLARD die in der Haut abgelagerten grünen Pigmente von *Locusta viridissima* geprüft und er kommt hier zu dem Schluß, daß dieser Farbstoff nichts mit Chlorophyll zu tun hat. Er erklärt dies einfach daraus, daß die beiden erst erwähnten Formen Pflanzenfresser sind, *Locusta* jedoch räuberisch lebt; das vom Grün der Locustiden Gesagte gilt auch vom Grün der Blattläuse.

PODIAPOLSKY glaubt in dem grünen Pigment auf Grund spektroskopischer Beobachtungen ein dem Chlorophyll ähnlichen Stoff zu erblicken, jedoch steht er in bezug auf *Locusta* allein da, zumal PRZI-

BRAM (2) auf chemischem Wege durch Einwirkung verschiedener Agentien (alkoholische Kalilauge, Schwefelsäure, Salpetersäure) auf Ätherextrakte des grünen Pigments von *Locusta, Mantis* usw. und auf analoge Ätherextrakte des Chlorophylls aus Brombeerblättern ein »so abweichendes Verhalten« festgestellt hat, daß »der grüne Farbstoff keinesfalls als tierisches Chlorophyll anzusehen ist.«

Wo aber »modifiziertes« Chlorophyll wirklich auftritt, spielt es lediglich eine »schützende Rolle« im Leben des Tieres. So sehr auch die v. LINDENschen Versuche über die Assimilationsfähigkeit von Kohlensäure durch Schmetterlingspuppen dazu locken, das »Metachlorophyll« als physiologischen Faktor mit in Betracht zu ziehen, so muß man sich doch nach dem jetzigen Stand der Kenntnisse sehr davor hüten, dies auch nur für einen etwa möglichen Fall anzugeben. So sagt auch POULTON (1) schon (S. 293): »It seems quite certain that the derived pigments of the blood and tissues are only protective, and play no further part in the physiology of these organisms.«

Betrachtet man im ganzen die Vorkommnisse von echtem Chlorophyll, so kann man mit POULTON vier Gruppen unterscheiden. Die erste Klasse umfaßt die Formen, die »vermittelst ihres eigenen inneren Chlorophylles vegetieren (Flagellaten, z. B. *Euglena viridis*)«; die zweite Gruppe enthält die Formen, die »mittels parasitärer Algen«, oder besser durch Symbiose mit chlorophyllhaltigen Algen (Zoochlorellen) »vegetieren« (z. B. die von GEDDES beobachtete Planarie: *Convoluta Schultzii* O. Schm.). Auch würde hierzu jener von KAMMERER (2) beschriebene interessante Fall einer Symbiose zwischen *Aeschna cyanea*-Larven und Algenfäden von *Oedogonium undulatum* gehören. Die Algenfäden wuchsen auf der Haut der ganzen Larve, besonders stark aber »auf der Oberseite und um den After der Larven«. Die Vorteile, die die Larven davon genießen, liegen auf der Hand; die Larven »widerstehen infolge der Produktion von Sauerstoff durch die Alge, besonders im Bereiche der Darmkiemen leichter den Verunreinigungen des Wassers und bleiben frei von Parasiten«. — Daran schließen sich diejenigen Wirbellosen in einer dritten Gruppe an, die »in ihren sog. Lebern oder andern Anhängen des Enterons sog. »Enterochlorophyll« aufweisen«. — Den Schluß bildet eine vierte Gruppe von Tieren, worunter alle pflanzenfressenden Formen inbegriffen sind, »which«, wie POULTON (1) ausführt, »make use of a modified chlorophyll (and other plant pigments) derived from their food, because of the protective colour which they acquire from its presence in their blood or tissues«.

IV. Kapitel.

Der Farbunterschied in der Hämolymphe bei andern phytophagen Insekten.

Wie ich bereits im I. Kapitel eingehend dargelegt habe, ist der Farbunterschied in der Hämolymphe allen den Lepidopterenraupen in mehr oder minder evidentem Maße gemeinsam, die chlorophyllhaltige Nahrung fressen. Damit war zugleich die Vermutung gegeben, daß wohl auch bei andern phytophagen Formen ein Farbunterschied in der Hämolymphe beider Geschlechter auftreten dürfte, wenn nicht etwa die Fähigkeit des Chlorophyllabbaues allein den Lepidopteren eigen ist. Als Untersuchungsmaterial kamen hier vor allem die sog. Afterraupen (Larven) der Blattwespen, einige Larvenformen pflanzenfressender Coleopteren und pflanzenfressende Orthopteren in Frage. Die Untersuchung ergab nun folgendes Resultat: Schneidet man den Larven einer Chrysomelide, des Käfers *Phytodecta quinquepunctata* F., die man oft in Menge Faulbaumblätter zernagend findet, die Thorakalbeine ab, so tritt eine geringe Menge Hämolymphe aus, und zwar bei einigen hellgrün, bei andern vollkommen wasserhell. Das zugehörige Geschlecht der Tierchen zu bestimmen, ist mir des vielen Fettkörpers halber trotz vieler Versuche fehlgeschlagen, so daß ich mich entschloß, zu einem andern Mittel zu greifen. Experimente an Raupen haben mir gezeigt — wie ich in einem späteren Kapitel noch näher ausführen werde — daß die Larven, nachdem ihnen sämtliches Blut abgezapft worden ist, an Futter gesetzt bald wieder fressen, die verlorene Hämolymphe ersetzen und normale Imagines liefern. Ich nahm denselben Versuch nun auch an den Chrysomelidenlarven vor und zog einen großen Teil — nach der Hämolymphefarbe getrennt — bis zur Verpuppung groß. Die operierten Exemplare verpuppten sich auch etwas eher als die normalen. Beim Schlüpfen der Imagines zeigte sich nun, daß es sich in der Hämolymphe der Larven tatsächlich um einen Geschlechtsunterschied gehandelt hat; denn die Imagines aus Larven mit wasserheller Hämolymphe erwiesen sich als ♂♂, diejenigen aus Larven mit grüner Hämolymphe aber sämtlich als ♀♀.

Von Blattwespenlarven wurden allein fünf Species auf die Blutfarbe hin geprüft. Sommer 1911 erbeutete ich die Larven von *Nematus ventricosus* Kl.; bei der Untersuchung ergaben sich Larven mit saftgrüner und solche mit gelblicher Hämolymphe. Reichlicher Fettkörpermassen, die Kugelform besaßen, halber mißlang auch hier die Geschlechtsbestimmung; überhaupt glückte es trotz größter Bemühung und bei einer Fülle von Material bei keiner einzigen Blattwespenspecies, männliche und weibliche Tiere festzustellen, geschweige denn sie zu unterscheiden. Ich habe daher auch in diesem Jahre Larven dieser Gruppe (von *Arge rosae* L. und *Cimbex femorata* L.), deren Blutfarbe erst bestimmt wurde, isoliert an ihrem Futter großgezogen und bereits Puppen erhalten; ich glaube zwar mit ziemlicher Bestimmtheit behaupten zu können, daß auch bei diesen Formen ein Geschlechtsunterschied vorliegt, werde aber kommendes Jahr über die Resultate an den operierten, isolierten Tieren in bezug auf ihre Zugehörigkeit zu dem einen oder dem andern Geschlecht in einem Nachtrag näheres berichten.

Eine andre Blattwespenspecies ist die in zwei Generationen auf wilder Rose lebende Larve von *Arge rosae* L. Ich untersuchte die Herbstgeneration (August 1912) und fand bei 17 Exemplaren eine gelbliche, bei 14 eine leuchtend grüne Hämolymphe. Dies war auch die einzige Form, bei der schon äußerlich ein Unterschied in der Verteilung der Farben auffiel. Die Tiere mit gelblicher Hämolymphe zeigten auch an den Seiten ihres Körpers ein reichliches Goldgelb, während bei denen mit grüner Hämolymphe die grüne Farbe überwog.

Gesellig an Weide lebend findet man oft die schönen Larven von *Pteronus salicis* L. Auch sie zeigen einen Farbunterschied in der Hämolymphe, die in einem Fall hellgelb, im andern grün gefärbt erscheint. — Das Gleiche gilt von einer Blattwespenlarve, die in großen Mengen gesellig an Aklei lebt und diese Pflanze kahl frißt. Dieser Schädling trägt der Priorität halber den neuen Namen *Pristiphora alnivora* Htg. (= *Nematus aquilegiae* Vollen.), ein Name, der völlig ungerechtfertigt ist, da das Tier niemals von Erle frißt, sondern lediglich von Aklei lebt. In 37 Exemplaren war die Hämolymphe leuchtend grün und in 24 Fällen schwach hellgrün.

Einen recht augenfälligen Farbunterschied kann man schließlich noch bei der Birkenblattwespe (*Cimbex femorata* L.), die ich in enormen Mengen auf Birken in der Nähe von Torgau fand, konstatieren. Die Hämolymphe war einerseits leuchtend grün mit einem Stich ins Blau und spritzte beim Anschneiden eines Afterfußes unter hohem Druck sehr reichlich aus, während man andrerseits Exemplare mit weniger Hämolymphe, die farblos bis schwach gelblich war, antraf. Äußerlich prägte sich der Farbunterschied an den Larven ebenfalls wie bei *Arge rosae* aus, indem die einen einen schönen blaugrünen Ton, die andern einen gelblichen zeigten.

So sehen wir denn überall in der Gruppe der pflanzenfressenden

Hymenopterenlarven einen so deutlichen Farbunterschied in der Hämolymphe auftreten, daß man wohl kaum einen Augenblick daran zweifeln kann, es mit einem Geschlechtsunterschied zu tun zu haben. Die gewonnenen Befunde übersichtlicher zusammenzustellen, soll die Aufgabe folgender tabellarischer Übersicht sein (s. Tabelle XXVII).

Ein eigenartiges Verhalten der Hämolymphe, mit dem ich dieses Kapitel abschließen will, zeigte eine Gruppe von Tieren, die durchaus räuberisch leben — die Libellenlarven. Prüft man bei ihnen — das Geschlecht ist hier ohne weiteres zu bestimmen — die Farbe der Hämolymphe, so findet man bei den Larven von *Aeschna grandis*-♂♂ die Hämolymphe fast farblos bis schwach gelblich, bei den ♀♀-Larven dagegen schön grün gefärbt; das Gesagte gilt auch für die ♀♀-Larven von *Libellula depressa*, während die Hämolymphe der ♂♂ gelblich ist. Eine ♂-Imago (*Cordulia metallica*) zeigte eine gelbliche Hämolymphe. Ein Farbunterschied bei räuberisch lebenden Formen ist doch sehr erstaunlich; wie läßt sich aber die Erscheinung erklären? Der grüne Farbstoff der ♀♀ könnte dem in der Haut räuberisch lebender Heuschrecken abgelagerten grünen Pigment ähnlich sein, was eine chemische und spektroskopische Untersuchung beweisen müßte, die einstweilen aus Mangel an Material mir nicht möglich war; in diesem Falle würde also das Weibchen allein die Fähigkeit besitzen, einen solchen Farbstoff zu bilden. Wozu er aber dienen sollte, leuchtet nicht recht ein. Eine zweite Annahme, die mir mehr Anspruch auf Wahrscheinlichkeit hat, ist die: Bekanntlich leben die Libellenlarven von andern Insektenlarven, die kleiner sind als sie. Es sind darunter zum Teil Pflanzenfresser, wie Trichopterenlarven und die im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen, die der Gruppe der Pyraliden angehören (*Nymphula stratiotata*, *Acentropus niveus*). Es besteht nun die Möglichkeit, daß die Hämolymphe dieser Tiere unverändert in das Blut der ♀♀ gelangt, bei den ♂♂ aber wiederum bis auf die Xanthophylle abgebaut wird, die sich dann allein im Blut befinden. Inwieweit diese Annahme berechtigt ist, das werden erst spätere Versuche klarlegen müssen; vorläufig soll bloß darauf aufmerksam gemacht werden.

V. Kapitel.

Über die Hämolymphe nicht phytophager Insekten.

Aus der großen Fülle der nicht pflanzenfressenden Insekten habe ich eine große Menge Stichproben gemacht, um die Hämolymphe zu prüfen. Die Gewinnung des Blutes war zuweilen recht schwierig; wäh-

Tabelle XXVII.

Name	♂♂			♀♀		
	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydations-verhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydations-verhältnisse
Orthoptera *Dixippus morosus* (grüne und rotbraune Imagines)	—	—	—	21. VIII. 1912 8	grün (Stich ins blau)	Keine Oxydation
Coleoptera *Phytodecta quinquepunctata* F. Larven	22. V. 1912 11	wasserhell farblos	—	22. V. 1912 21	hellgrün (Stich ins blau)	—
Hymenoptera *Arge rosae* L.	17. VIII. 1912 17	gelblich	Keine Oxydation	7. VIII. 1912 14	leuchtend grün	Keine Oxydation
Cimbex femorata L.	7. VIII. 1912 19	farblos bis schwach gelblich	Oxydation in 5′ in hellbraun	7. VIII. 1912 24	leuchtend grün (Stich ins blau)	Oxydation in 5—8′ in dunkelbraun
Nematus ventricosus Kl. (= *Pteronus ribesii* Scopoli)	5. VIII. 1911 26	gelblich	Keine Oxydation	5. VIII. 1911 13	saftgrün	Keine Oxydation
Pristiphora alnivora Htg. (= *Nematus aquilegiae* Vollen)	4. VI. 1912 24	schwach hellgrün	Keine Oxydation	4. VI. 1912 37	leuchtend grün	Keine Oxydation
Pteronus salicis L.	28. VII. 1912 17	hellgelb	Keine Oxydation	28. VII. 1912 28	grün	Keine Oxydation

rend man bei manchen durch Abschneiden der Fühler schnell zum Ziele gelangt, war die Methode in andern Fällen fruchtlos. Mitunter erreichte man, zumal bei Käferimagines, einige Tröpfchen Hämolymphe nach der Methode von LANDOIS durch Abschneiden sämtlicher Beine an den Trochanteren. Bei Heuschrecken bekam man reine und reichliche Hämolymphe, wenn man die weichen Seitenteile des Abdomens wegschnitt; Fliegenlarven dagegen lieferten schon beim Anstechen eine größere Menge Hämolymphe.

Die Ergebnisse einzeln aufzuführen, würde zu weit führen; es sei darum wieder zur Form der Tabelle gegriffen, an die sich eine Erörterung einzelner Fälle anschließen mag. — Die Geschlechtsbestimmung war in den meisten Fällen nicht schwierig, zumal viele Formen als Larve schon äußerlich die Charaktere des Geschlechtes der späteren Imago zur Schau tragen. Anders war dies bei Käferlarven (*Calosoma sycophanta*, *Cetonia aurata*, *Coccinella*, *Melolontha vulgaris*), bei denen solche äußere Merkmale fehlen. Von ihnen allen ist mir die Bestimmung des Geschlechtes nur beim Engerling möglich gewesen. Bei ihm liegen die schwach gelblich gefärbten Geschlechtsanlagen beim ♂ wie beim ♀ im lateralen siebenten Abdominalsegment zwischen dichten Fettkörpermassen, und nicht wie bei Raupen dem Darme aufliegend (vgl. Fig. 56). Der Hoden besteht aus zwei Gebilden, deren jedes sechs eiförmige Follikel zeigt, die von einer bindegewebigen Hülle eingeschlossen werden (vgl. Fig. 57). Jede Ovarialanlage besitzt sechs ampullenähnliche Eiröhren, die bei den zweijährigen Engerlingen bereits mit ihren proximalen Enden zu einem Ovidukt sich vereinigt hatten (vgl. Fig. 58). Die fächerförmige Ovarialanlage ist wiederum beträchtlich kleiner als die mehr kressenblattförmige Hodenanlage einer gleichalterigen Larve. — Höchstwahrscheinlich sind die Gonaden andrer Käferlarven ebenfalls derartig gebaut, denn DEMODIKOFF sagt von dem Hoden der Larve von *Tenebrio molitor*: »Der Hode der *Tenebrio*-Larve ist dem des ausgebildeten Insektes im großen ganzen ähnlich; er besteht aus sechs Follikeln, ist stark plattgedrückt« (wie beim Engerling auch) »und erinnert an sechs Blätter einer Blume; mit dem Wachstum runden sich die Follikel ab, so daß dieselben beim erwachsenen Insekt ganz kugelförmig werden; die Hoden der Larve sind äußerst klein und liegen zwischen dem neunten und zehnten Segmente frei in Fettkörperlappen.« Die Tracheen umspinnen auch die Gonaden mit einem dichten Gewebe, ja sie sollen sogar nach den Angaben von DEMODIKOFF bei *Tenebrio molitor* kurz vor der Verpuppung in den Hoden hineinwachsen. — Ich lasse nunmehr die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Hämolymphe nicht phytophager Insekten folgen (s. Tabelle XXVIII, S. 426—429).

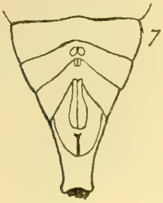


Fig. 24.
Papilio podalirius.
♀-Puppe. Vergr. 3 ×.

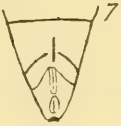


Fig. 25.
Thais polyxena.
♀-Puppe. Vergr. 3 ×.

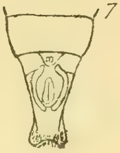


Fig. 26.
Pieris brassicae.
♂-Puppe. Vergr. 4 ×.

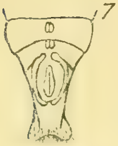


Fig. 27.
Pieris brassicae.
♀-Puppe. Vergr. 4 ×.

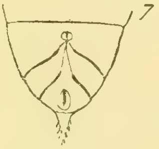


Fig. 28.
Smerinthus ocellatus L.
♀-Puppe. Vergr. 2 ×.

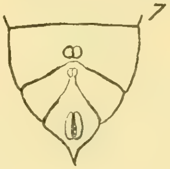


Fig. 29.
Smerinthus Gaschkewitschii.
♀-Puppe. Vergr. 2 ×.

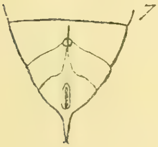


Fig. 30.
Sphinx ligustri L.
♀-Puppe. Vergr. 2 ×.

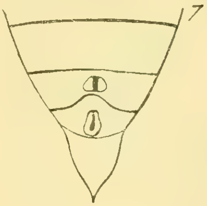


Fig. 31.
Chaerocampa elpenor.
♂-Puppe. Vergr. 3 ×.

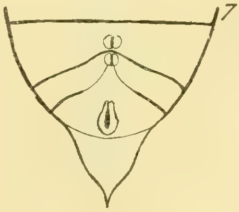


Fig. 32.
Chaerocampa elpenor.
♀-Puppe. Vergr. 3 ×.

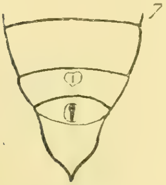


Fig. 33.
Metopsilus porcellus.
♂-Puppe. Vergr. 3 ×.

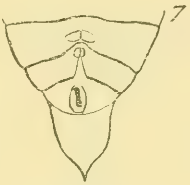


Fig. 34.
Metopsilus porcellus.
♀-Puppe. Vergr. 3 ×.

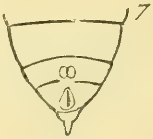


Fig. 35*a*.
Pterogon proserpina.
♂-Puppe. Vergr. 3 ×.

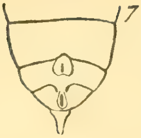


Fig. 35*b*.
Pterogon proserpina.
♂-Puppe. Vergr. 3 ×.

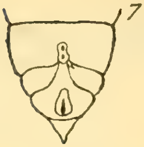


Fig. 36.
Pterogon proserpina.
♀-Puppe. Vergr. 3 ×.

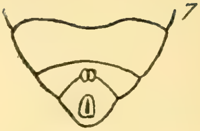


Fig. 37.
Bombyx mori. ♂-Puppe.
Vergr. 4 ×.

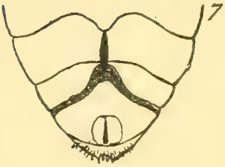


Fig. 38.
Bombyx mori. ♀-Puppe.
Vergr. 4 ×.

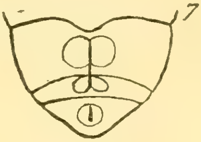


Fig. 39.
Antheraea pernyi. ♀-Puppe.
Vergr. 2 ×.

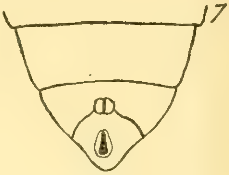


Fig. 40.
Antheraea menippe.
♂-Puppe. Vergr. 2 ×.

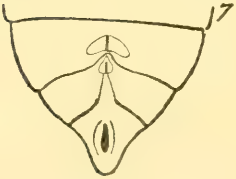


Fig. 41.
Antheraea menippe. ♀-Puppe.
Vergr. 2 ×.

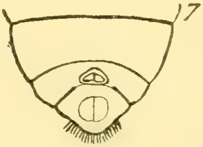


Fig. 42.
Antheraea mylitta. ♂-Puppe.
Vergr. 2 ×.

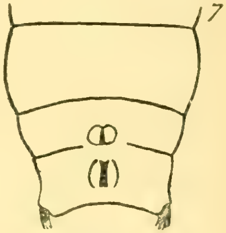


Fig. 43.
Caligula simla. ♂-Puppe.
Vergr. 3 ×.

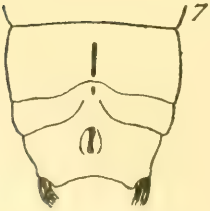


Fig. 44.
Caligula simla. ♀-Puppe.
Vergr. 2 ×.

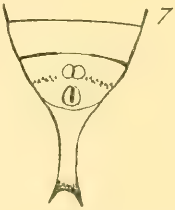


Fig. 45.
Eacles imperialis. ♂-Puppe.
Vergr. 2 ×.

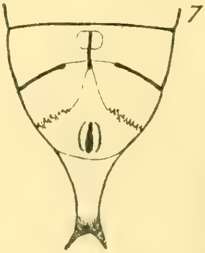


Fig. 46.
Eacles imperialis. ♀-Puppe.
Vergr. 2 ×.

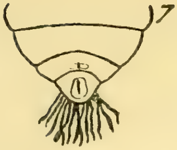


Fig. 47.
Saturnia pavonia. ♂-Puppe.
Vergr. 3×.

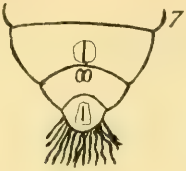


Fig. 48.
Saturnia pavonia.
♀-Puppe. Vergr. 2×.

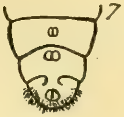


Fig. 49.
Malacosoma neustria.
♀-Puppe. Vergr. 3×.

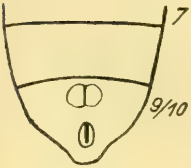


Fig. 50.
Notodonta trepida.
♂-Puppe. Vergr. 3×.

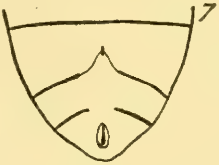


Fig. 51.
Notodonta trepida. ♀-Puppe.
Vergr. 3×.

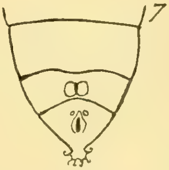


Fig. 52.
Phalera bucephala.
♂-Puppe. Vergr. 3×.

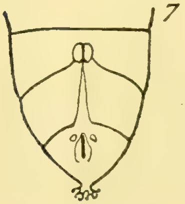


Fig. 53.
Phalera bucephala. ♀-Puppe.
Vergr. 3×.

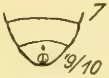


Fig. 54.
Hipocrita jacobaeae.
♂-Puppe. Vergr. 4×.

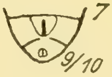


Fig. 55.
Hipocrita jacobaeae.
♀-Puppe. Vergr. 4×.

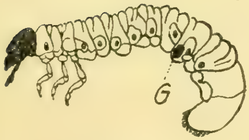


Fig. 56.
Melolontha vulgaris Fabr.
Zweijährige Larve. Nat. Größe.
G, Lage der Geschlechtsdrüse.

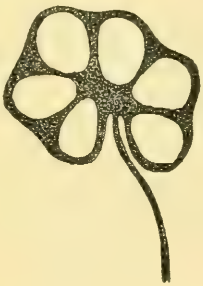


Fig. 57.
Melolontha vulgaris Fabr.
Hodenanlage einer zweijährigen Larve. Vergr. 17×.

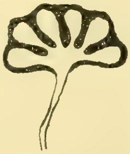


Fig. 58.
Melolontha vulgaris Fabr.
Ovarialanlage einer zweijährigen Larve. Vergr. 17×.

Tabelle XXVIII.

Name	♂ = Larve			♀ = Larve			♂ = Imago			♀ = Imago		
	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydations-verhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydations-verhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydations-verhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydations-verhältnisse
I. Orthoptera												
Blattidae												
Stylopyga orientalis L. (= *Periplaneta or.*)	16. VII. 1912 3	gelblich	Keine Oxydation	16. VII. 1912 4	gelblich	Keine Oxydation	16. VII. 1912 8	gelblich	Keine Oxydation	16. VII. 1912 12	gelblich	Keine Oxydation
Acridiidae												
Stenobothrus spec.	20. VII. 1912 4	schwach gelblich	—	20. VII. 1912 13	schwach gelblich	—	27. VII. 1912 8	schwach gelb	—	27. VII. 1912 14	schwach gelb	—
Locustidae												
Decticus verrucivorus L.	—	—	—	—	—	—	26. VII. 1912 8	hellgelb	—	26. VII. 1912 7	hellgelb	—
[1] *Diestrammena marmorata* de Haan	20. V. 1912 5	schwach gelbbraun	Keine Oxydation	20. V. 1912 9	schwach gelbbraun	Keine Oxydation	20. V. 1912 4	schwach gelbbraun	Keine Oxydation	20. V. 1912 5	schwach gelbbraun	Keine Oxydation
Locusta viridissima L.	—	—	—	—	—	—	26. VII. 1912 6	hellgelb	Keine Oxydation	26. VII. 1912 5	hellgelb	Keine Oxydation
Meconema varium Fabr.	1911 und 4. IX. 1912 5	schwach gelblich	Keine Oxydation	1911 und 4. IX. 1912 4	schwach gelblich	Keine Oxydation	4. IX. 1912 3	schwach gelblich	Keine Oxydation	4. IX. 1912 7	schwach gelblich	Keine Oxydation
Platycleis grisea Fabr.	14. VIII. 1912 3	hellgelb	—	14. VIII. 1912 9	hellgelb	—	14. VIII. 1912 2	hellgelb	—	14. VIII. 1912 5	hellgelb	—
Gryllidae												
Gryllus domesticus L.	14. XI. 1911 3	schwach gelblich	Keine Oxydation	14. XI. 1911 8	schwach gelblich	Keine Oxydation	14. XI. 1912 7	gelblich	Keine Oxydation	14. XI. 1912 9	gelblich	Keine Oxydation
Liogryllus campestris L.	22. V. 1912 8	hellgelblich bis bräunlich	—	22. V. 1912 5	hellgelb bis bräunlich	—	22. V. 1912 15	hellgelb bis bräunlich	—	22. V. 1912 11	hellgelb bis bräunlich	—
II. Diptera												
Musca (*Tachina*) *bimaculata* Htr.	8. VII. und 15. VII. 1912 37	gelblich	Rasche Oxydation in rotbraun				—	—	—	—	—	—

---

[1] *Diestrammena marmorata* de Haan ist eine aus Asien durch Orchideen eingeschleppte Höhlenheuschrecke, die massenhaft seit 1908 in Gärtnereien auftritt und hier durch Abfressen von Blattstielen und Stengeln gefährlich sein sollte. Jedoch hat H. Wünn einwandfrei nachgewiesen, daß der asiatische Eindringling lediglich Fleischfresser ist und an Pflanzen absolut keinen Schaden verursacht, daß vielmehr die Beobachtungen an Pflanzen vollkommen andere Ursachen haben und nicht mit der Lebensweise der *Diestrammena* in Zusammenhang zu bringen sind.

Name	♂ = Larve			♀ = Larve			♂ = Imago			♀ = Imago		
	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse	Datum und Zahl der untersuchten Exemplare	Farbe der Hämolymphe	Oxydationsverhältnisse
III. Coleoptera												
Carabidae *Calosoma sycophanta* L.	29. VII. 1912 9	wasserhell	Oxydation in braun				9. VII. 1912 2	farblos wasserhell	Oxydation in braun	29. VII. 1912 6	farblos wasserhell	Oxydation in braun
Dytiscidae *Dytiscus marginalis* L.	—	—	—	—	—	—	3. VII. 1912 3	schwach gelblich	—	3. VII. 1912 4	schwach gelblich	—
Hydrophilidae *Hydrous piceus* L. (= *Hydrophilus p.* L.)	—	—	—	—	—	—	5. VII. 1912 1	schwach gelblich	Oxydation vorhanden	5. VII. 1912 2	schwach gelblich	Oxydation vorhanden
Coccinellidae *Anatis ocellata* L.	1. VII. 1912 12	schwach gelblich	Keine Oxydation				1. VII. 1912 5	schwach gelblich	Keine Oxydation	1. VII. 1912 4	schwach gelblich	Keine Oxydation
Coccinella 7-punctata L.	1. VII. 1912 22	gelblich	Keine Oxydation				10. VII. 1912 4	gelb	Keine Oxydation	10. VII. 1912 12	gelb	Keine Oxydation
Cerambycidae *Leptura rubra* L.	—	—	—	—	—	—	22. VII. 1912 4	gelblich	—	22. VII. 1912 12	gelblich	—
Scarabaeidae. *Melolontha vulgaris* Fabr. 2jährig	28. IX. 1911 8	hellbraun	Oxydation in 30—40′ in dkl. braun	28. IX. 1911 14	hellbraun	Oxydation in 25—30′ in dkl. braun	—	—	—	—	—	—
Rhizotrogus solstitialis L.	—	—	—	—	—	—	8. VII. 1912 5	gelblich	—	8. VII. 1912 7	gelblich	—
Cetonia aurata L.	5. VII. 1912 6	schwach gelblich	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV. Rhynchota *Notonecta glauca* L.	18. VIII. 1912 18	schwach gelblich	—	—	—	—	3. IX. 1912 5	gelblich	—	3. IX. 1912 8	gelblich	—

Cuénot (3) gibt auch schon einige Bemerkungen über die Farbe der Hämolymphe nicht pflanzenfressender Insekten. So sagt er vom Blute von *Blaps mortisaga*, der Larve von *Dytiscus*, dem Maikäfer, Heimchen und Rückenschwimmer, es sei »à peine coloré en jaune«, und einige Beispiele davon führt er auch in seiner Tabelle an, die ich im II. Kapitel (Tabelle IX) wiedergegeben habe. Er nennt den gelben Farbstoff, der an Eiweiß gebunden ist »Hämophein«, das vielleicht dem im Blute des Maikäfers von Krukenberg (2) reichlich gefundenen »Uranidin« entsprechen dürfte. — Von der *Hydrophilus*hämolymphe sagt Krukenberg (1), daß »ihr Farbton zwischen schwach gelblich und tief orange schwanken kann«. Er hat auch die frische Hämolymphe bei direktem Sonnenlicht spektroskopiert und er findet das Spektrum »frei von Absorptionsbändern.« — Die körperlichen Gebilde im Blute von Coccinelliden, Chrysomeliden und *Lampyris noctiluca* hat Hollande (2) eingehend studiert. Er findet, daß »im Blute einer Anzahl Käfer außer Lymphocyten und eigentlichen gekörnten Leucocyten noch Körnchenzellen« existieren. Ein gelber Farbstoff, der Zoonerythrin sein soll, »wird im Blute frei, aber rasch von den Pericardzellen aufgenommen, die ihn als kleine Kristalle in sich ablagern.« Dies ist einmal eine Andeutung über die Natur des Farbstoffes. Woher aber die Pigmente im Blute räuberisch lebender Insekten kommen, ob sie von ihrer Beute entnommen und vielleicht verändert werden, oder ob das Tier selbst imstande ist, derartige Pigmente zu bilden, und ferner, welches die chemische Natur der Farbstoffe ist, das sind alles Fragen, die meines Wissens noch nicht vollkommen gelöst sind und noch große Aufgaben stellen.

Eines aber erhellt aus den Ergebnissen der Literatur wie aus meinen in der Tabelle vereinigten Befunden, nämlich die Tatsache, daß bei den nicht pflanzenfressenden Formen ein Geschlechtsunterschied in der Farbe der Hämolymphe, wie wir ihn bei Lepidopteren kennen gelernt haben, nicht existiert.

VI. Kapitel.

Die Ursachen des sexuellen Farbunterschiedes der Hämolymphe bei Lepidopteren.

In den vorstehenden Kapiteln wurde an Hand einer größeren Reihe von Beispielen gezeigt, daß der Farbunterschied in der Hämolymphe der Geschlechter bei pflanzenfressenden Insekten (Lepidopteren, Tenthrediniden, Chrysomeliden) weitgehend verbreitet ist und sich schon frühzeitig im Larvenstadium konstatieren läßt. — Was ist es nun, das für diesen Farbunterschied verantwortlich gemacht werden muß? So lautet die Frage, die zu entscheiden sein wird. Daß es sich um Abbau und Zerstörung des aus der Pflanzennahrung im Darm gelösten Chlorophylles handelt, habe ich schon ausgesprochen. Während man also in der ♀♀-Hämolymphe ein schwach verändertes Chlorophyll, das »Metachlorophyll« POULTONS, vorfindet, begegnet man in der ♂♂-Hämolymphe lediglich den gelben Begleitern des Chlorophylls, den Xanthophyllen. Es müssen also beide Geschlechter eine Differenzierung des Stoffwechsels aufweisen, die das Auftreten einer verschiedenen Färbung der Hämolymphe bedingt. Die Ursachen dafür können aber zweierlei Art sein. Entweder lassen die Darmzellen der ♀♀ nach der Lösung des Chlorophylls das veränderte Metachlorophyll ohne weiteres durch, die Darmzellen der ♂♂ aber nicht, sondern nur die Xanthophylle, mit andern Worten, es handelt sich um verschieden spezialisierte Darmzellen bei ♂ und ♀, oder es gelangt bei beiden Geschlechtern das Metachlorophyll in das Blut und wird nur beim ♂ durch einen spezifischen, chlorophyllabbauenden Stoff, der in der Hämolymphe kreist, stark abgebaut.

Wir können uns leicht ein Urteil darüber verschaffen, ob ein solcher chlorophyllabbauender Stoff in der ♂♂-Hämolymphe zugegen ist, indem wir ♂♂-Hämolymphe in vitro auf ♀♀-Hämolymphe einwirken lassen. Da die Mehrzahl aller Raupenhämolymphen sich durch die Gegenwart des erwähnten Fermentes Tyrosinase an der Luft stark schwärzt, mußten Arten zu dem Versuch. benutzt werden, bei denen die für dieses Experiment unangenehme Beigabe fehlt. Es kommen vor allem die Raupen von *Lymantria monacha*, *Amphidasys betularia* und *Dilina tiliae* in Betracht. Es wurden eine Menge Versuche angestellt, bei denen immer die Hämolymphe eines einzigen ♂ und ♀ Individuums in einem Uhrglas auf weißer Unterlage mit einander gemischt wurde. Auch wurde ♂♂-Hämolymphe mit ♀♀-Hämolymphe einer andern Species gemischt. Das Resultat, das bei den drei oben erwähnten Arten gezeitigt wurde, war stets das gleiche. In keinem der vielen untersuchten Fälle nämlich trat die geringste Entfärbung der ♀♀-Hämolymphe ein, es konnte soviel ♂♂-Hämolymphe zugegeben werden, wie der Versuch zuließ, um an Deutlichkeit nicht einzubüßen. Mit andern Worten, das Experiment weist darauf hin, daß ein spezifisch chlorophyllabbauender Stoff in der Hämolymphe der Männchen nicht nachzuweisen ist. Es drängt sich uns daher unbedingt die Annahme auf, daß für den sexuellen Farbunterschied in der Hämolymphe die Ursachen in einer verschieden differenzierten Organisation der Darmzellen zu suchen sind; es würde daraus die Folgerung hervorgehen, daß Zellen, die bislang für sexuell vollkommen indifferent gehalten worden sind, in Wirklichkeit als sexuell different zu gelten haben. — Es könnte jedoch noch der schwerwiegende, berechtigte Einwand gemacht werden, daß diese Differenzierung der Hämolymphe nicht primärer Natur sei, sondern erst sekundär durch den Einfluß der Gonaden hervorgerufen. Nach zahlreichen Beispielen aus dem Reiche der Vertebraten über Kastrationsfolgen auf die Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere oder Brunftcharaktere hat, wie bekannt sein dürfte, J. T. Cunningham in seiner Abhandlung: »The Heredity of Secondary Sexual Characters in relation to Hormones« die Theorie aufgestellt, daß die Geschlechtsdrüsen jedes der beiden Geschlechter spezifische Stoffe sezernieren, die Starling mit dem Namen »Hormone« belegt hat, welche in die Blutbahn des Tieres gelangen und die Entwicklung der sekundären Geschlechtscharaktere leiten. »Ihre Entwicklung hängt also von dem normalen Zustand der Geschlechtsorgane ab, und ihre Entwicklung mißlingt nach der Kastration.« — Es wäre also, wie gesagt, der Einwand möglich, daß eben solche Hormone, die von den Gonaden stammen, ins Blut von ♂ wie ♀ gelangen und hier ihre Wirkung zeigten, indem sie bei den ♂♂ den Abbau des Metachlorophylls bis zu den Xanthophyllen bewirkten, beim ♀ aber nicht. Obwohl die Bestätigung einer derartigen Annahme des Einflusses der »inneren Sekretion« der Geschlechtsdrüsen schon nach den Befunden aller derer, die sich mit Kastration und Transplantation bei Insekten, [unter ihnen ja vor allem J. Meisenheimer] beschäftigt haben [und die die Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden und ihren eventuellen Sekreten als eindeutiges Ergebnis zeitigten] recht unwahrscheinlich war, entschloß ich mich doch zu Anfang des Sommers 1912, Versuche über den Einfluß der Kastration, Transplantation der Gonaden und Bluttransfusionen auf die Farbe der Hämolymphe einiger Lepidopterenarten vorzunehmen.

VII. Kapitel.

Über den Einfluß von Kastration und Transplantation der Gonaden sowie von Bluttransfusionen auf die Färbung der Hämolymphe bei Lepidopteren (Lymantria dispar L. und monacha L.).

a. Material und Raupenzucht.

Das Material zu den Versuchen an *Lymantria dispar* wurde sämtlich aus Eiern gezogen, die von Freilandweibchen aus verschiedenen

Landstrichen herstammten. Auch *Lymantria monacha* wurde anfangs vom Ei aus gezogen, später griff ich jedoch zu Raupen, die ich in unserem benachbarten Oberholz in größerer Anzahl einsammelte. Die jungen Räupchen von *dispar* und *monacha* kamen sofort nach dem Schlüpfen in Blechkästen, in denen sich ihr Futter (Weißdorn) längere Zeit gut hielt, ohne zu vertrocknen; sie wurden hier bis nach Vollendung ihrer ersten Häutung gehalten. Dann brachte ich sie sofort in Zuchtkästen von 40 cm Höhe, 18 cm Breite und Tiefe, die ringsum mit Seidenbattist umkleidet waren, der reichlich Luft durchließ, anderseits aber zugleich verhinderte, daß die kleinen kaum 8 mm großen Raupen aus dem Kasten entweichen konnten, wie das bei der gewöhnlichen grünen Drahtgaze so oft vorkommt. Die größeren Tiere der Stammzuchten kamen endlich in größere mit Drahtgaze ausgekleidete Raupenkästen.

Präparator Mühl schlägt in seinem Werkchen »Raupen und Schmetterlinge« vor, man solle die Eier in Gläser (Einmachegläser) bringen, den Raupen nach dem Schlüpfen ihr Futter reichen und die Erneuerung des Futters »in der Weise vornehmen, daß man das frische Futter auf das alte legt.« Er sagt dann weiter: »Man fährt damit bis etwa zur dritten Häutung fort. Ist die dritte Häutung glücklich vorüber, so geht man mit Vorsicht daran, das Zuchtglas zu reinigen. Haben die Raupen endlich eine angemessene Größe erreicht, so verteilt man sie auf einige größere Gläser oder in Zuchtkästen.« Er empfiehlt dann noch die Gläser zu legen, damit den Raupen eine größere Bewegungsfreiheit gestattet ist. Ich habe nun nach eben dieser Methode *dispar* wie *monacha* zu züchten versucht, habe dies aber nach großen Verlusten an Raupen zugunsten der Zuchtkästen aufgegeben. Ein großer Nachteil der Gläserzucht betrifft das Futter; dieses hält sich kaum einen Tag frisch, im Blechkasten dagegen zwei, man muß nur dafür Sorge tragen, daß der Deckel öfter gelüftet wird. Ferner ist es absolut nicht zu empfehlen, selbst bei größeren Gläsern, wie ich sie benutzte, mit der Reinigung bis zur dritten Häutung der Tiere zu warten, wenn man nicht bloß etwa einige Dutzend übrig behalten will. Ein weiterer großer Übelstand ist noch der, daß das ausgeatmete Wasser von Raupen und Pflanzen sich an den Wänden des Glases in Tropfen niederschlägt, in denen, falls man das Glas nicht oft austrocknet, die jungen Raupen stets zugrunde gehen. Auf diese Weise sind mir etwa 1500 Nonnenräupchen gestorben, und ich kann jeden, der sich mit dem Züchten einer größeren Menge Lepidopteren ex ovo befassen will, nicht genügend vor der Gläserzucht warnen.

Die Zucht der Schwammspinner gestaltete sich ziemlich einfach, da die Tiere sich allen Bedingungen in der Gefangenschaft anpassen, ja zuweilen einen Tag ohne Futter schadlos aushalten. Die Fütterung mit Weißdorn, an die sie sich rasch gewöhnten, erwies sich als äußerst günstig, da sich das Futter in einer Flasche mit Wasser zwei Tage lang recht frisch hielt.

Die Zucht der Nonnenraupen dagegen verursachte zuweilen erhebliche Schwierigkeiten. Erstens mußte ihr Futter (Eiche) täglich erneuert werden und dann brauchten die Tiere viel Luft. So massenhaft und anscheinend resistent gegen die Unbilden des Wetters die Nonnen in der Natur heranwachsen, desto empfindlicher sind sie in der Gefangenschaft. Die einzelnen Kästen der Stammzucht durften nie zuviel Exemplare enthalten und mußten stets in der Nähe eines geöffneten Fensters untergebracht werden, damit der nötige Luftzutritt vorhanden war; trotzdem war die Mortalität gegenüber den *dispar*-Raupen erheblich. Freilandraupen, die ich auch vielfach benutzte, gingen auch in großer Zahl ein, da sie oft von einem Schmarotzer (*Musca* (*Tachina*) *bimaculata* Hrt.) befallen waren, der aus den erwachsenen Raupen ausbrach, um sich außerhalb zu verpuppen; selten waren in einer Raupe zwei Schmarotzer, meist nur einer; jede Raupe aber, die infiziert war, ging zugrunde.

Jede der Normalzuchten, aus denen das Operationsmaterial entnommen wurde, enthielt mehrere Tausend Tiere, deren Versorgung mit Futter — eine nicht unerhebliche Nebenarbeit, die oft Stunden kostete — mein Vater besorgte, dem ich daher für seine große Mühe hier nochmals recht herzlich danke.

Was die operierten Tiere anbelangt, so wurde jede Versuchsserie (gewöhnlich zu 30 Stück) folgendermaßen isoliert gehalten: Über ein jedes Futterpflanzen enthaltendes Pulverglas mit Wasser, welches in einer großen Kiste in Wassersand stand und das oben mit Holzwolle verstopft wurde, um das ins Wasser Fallen der Raupen zu verhüten, wurde ein Drahtzylinder von 35 cm Länge und 9 cm Durchmesser aus grüner Drahtgaze mit seinem untern Ende in den Sand gestülpt, während rings um die obere Öffnung ein 12 cm breiter Leinwandstreifen angenäht war. Dieser wurde, einer Zipfelmütze gleichend, oben zusammengebunden; dadurch wurde ermöglicht, die operierten Exemplare leicht von oben mit einem Pinsel auf das Futter zu bringen, und obendrein gewährte diese Methode eine genügende Luftzufuhr. Das Versorgen mit neuem Futter wurde in der Weise vorgenommen, daß nach dem Abheben des Drahtzylinders ein bereits mit frischem Futter fertig gehaltenes Glas anstelle des alten in den Sand gesetzt wurde. Nachdem der Drahtzylinder über das neue Futter gestülpt war, wurden die mit einer Pinzette oder Pinsel sorgfältig vom alten Futter abgelesenen Raupen nach Öffnen des Leinwandbeutels ans neue Futter gesetzt. Die Methode mit den Drahtzylindern erwies sich als äußerst vorteilhaft, was sich schon darin kundgab, daß die Mortalität längst nicht so groß war wie bei den Versuchen von MEISENHEIMER und KOPEĆ.

Die Zahl der Häutungen bei *Lym. dispar* beträgt, wie schon MEISENHEIMER zeigt, fünf; die Zeiten zwischen den einzelnen Häutungen, die bei dem einen oder dem andern Exemplar sich bald verzögern, bald verkürzen, sind normalerweise die folgenden, wie sie meine Stammzucht zeigte:

Tabelle XXIX.

Schlüpfen aus dem Ei	I. Häutung	II. Häutung	III. Häutung	IV. Häutung	V. Häutung	Verpuppung	Schlüpfen der Imagines
10. April	18. April	25. April	7. Mai	16. Mai	31. Mai	10. Juni	♂♂ 21. Juni ♀♀ 2. Juli

Ich habe ebenfalls die Tatsache feststellen können, daß die ♂♂-Falter früher schlüpfen wie die weiblichen; das zeigt schon MEISENHEIMER (5) in seiner Häutungstabelle von *dispar*. Andre Autoren haben dies auch bemerkt und nicht nur bei Lepidopteren, sondern auch in andern Insektengruppen. So fand z. B. RABAUD, daß bei einem Chalcidier, *Monodontomerus dentipes* Dalm., der als Larve in den Puppen einer Zygäne schmarotzt, die ♂♂ früher als die ♀♀ erscheinen. Die Männchen halten sich dann in der Umgebung der Wirtspuppe auf und »erwarten die später schlüpfenden Weibchen zur Begattung.« — Eine größere Anzahl von Fällen des Frühererscheinens der ♂♂ bei Lepidopteren hat PETERSEN zusammengestellt. Er begnügt sich aber nicht damit, sondern er sucht die Erscheinung, die unter den Lepidopteren recht weit verbreitet ist, zu erklären. Daß es sich etwa um eine längere Ausbildungsdauer beim Weibchen handle, ist ihm sehr unwahrscheinlich; er glaubt vielmehr, daß, wenn innerhalb derselben Brut das eine Geschlecht früher erscheint als das andre, es sich um eine »Nützlichkeitseinrichtung« handelt, die »auf diese Weise eine engere Inzucht verhindert« und die Art vor etwaiger Degeneration bewahrt; und »diese Einrichtung, die auf dem Wege natürlicher Zuchtwahl erworben wurde« und die »ein frappantes Analogon zur Ungleichzeitigkeit der Entfaltung männlicher und weiblicher Blüten« darstellt, nennt er »Dichogenese«. Sie bewirkt, daß »etwa die ♀♀ einer Brut *A* wohl mit den ♂♂ einer

Brut *B* oder *C* zusammentreffen, nicht aber mit denen der eigenen«; wo nun bei der Unterscheidung im Schlüpfen der Geschlechter große Zeiträume vorliegen, da »kann unter Umständen jede enge Inzucht vollständig ausgeschlossen werden.«

In bezug auf *Lym. monacha* gilt Ähnliches von den Intervallen zwischen den einzelnen Häutungen, wie das von *dispar* Gesagte. Eines fiel mir nur bei der Zucht auf, nämlich daß von gleichalterigen Raupen beider Geschlechter manche sich früher verpuppten als andre; ich glaubte anfangs, daß ich mich beim Protokollieren der Häutungen bei den früher sich verpuppenden Tieren versehen haben müßte. Auf eine Anfrage war Herr Professor Dr. K. ESCHERICH (Tharandt) so liebenswürdig, mir über die Verhältnisse Auskunft zu geben. Er teilte mir mit, daß die Nonnenraupen vier oder fünf Häutungen durchmachen, und daß »die Zahl der Häutungen«, wie mit meiner Beobachtung sich deckt, »keinen Einfluß auf das Geschlecht hat, d. h. daß sowohl die Vier- als auch Fünfhäuter ♂♂- und ♀♀-Falter ergeben.« Diese Beobachtung erinnert mich an Arbeiten von BUCKLER, DIMMOCK, DYAR, HELLINS und RILEY, die sich mit der Zahl der Häutungen näher beschäftigt haben. DYAR zeigt, daß innerhalb der Lepidopteren die Zahl der Häutungen zwischen vier und zehn schwankt und die Raupen bei jeder Häutung an Breite des Kopfes zunehmen. Die Inkonstanz der Häutungszahl bei derselben Species wird von BUCKLER und RILEY sehr betont, während HELLINS zeigt, daß auch Verschiedenheiten in der Zahl der Häutungen bei ♂- und ♀-Larven vorkommen. Als Beispiel führt er die Raupen von *Orgyia antiqua* an, deren ♂♂ sich 3—4 mal, die ♀♀ aber 4—5 mal häuten sollen. Im übrigen kann man aber bei Spinnern fünf, bei Sphingiden vier Häutungen als ziemlich konstant annehmen.

b. Operationsmethode.

Über Kastration bei Insekten ist, wie ich schon einmal erwähnt habe, besonders von fünf Autoren gearbeitet worden, und jeder hat so ziemlich seine eigne Operationsmethode, nach der er, weil sie ihm am praktischsten dünkt, arbeitet.

Der erste, der Kastrationsversuche an Raupen von *Lym. dispar* anstellte, war der Holländer OUDEMANS (1. 2). Er entfernte die Gonaden, indem er die Afterfüße des fünften Abdominalsegments, in dem die Gonaden liegen, abschnitt, mit einer fein gebogenen Pinzette durch die Wunden. Dies bot natürlich nie volle Gewähr für eine vollkommene Entfernung der Gonade. Als sich die Befürchtung, die Raupe könnte bei einem dorsalen Einschnitt durch Verletzung des Pericardialsinus zugrunde gehen, als unberechtigt erwies, machte Oudemans in der Nähe der Rückenwarzen Einschnitte und entfernte die Gonaden mit der Pinzette.

Kellogg (1) entfernte bei *Bombyx mori* Ovarien und Hoden, indem er mit einer heißen Nadel die Raupenhaut durchstach und die Gonaden ausbrannte. Abgesehen davon, daß dabei leicht der Darm verletzt werden konnte, wobei die Tiere stets eingehen, war die Methode nicht völlig einwandfrei; denn sie bürgt nicht für eine vollkommene Vernichtung der ganzen Gonade.

Im großen Stile wiederholte nun Meisenheimer (1—6) die Versuche. Jungen Tieren, die eben geschlüpft waren, entfernte er die Gonaden durch Ausbrennen mit einem Galvanokaust; jedoch war die Mortalität der Raupen sehr groß. Weit besser gelangen die Operationen auf späteren Stadien. Die Tiere wurden erst mit Äther narkotisiert, eine Methode, die sehr genauer Kontrolle bedarf und die mir nie geglückt ist; darauf wurde mit einer feinen Augenschere ein Querschnitt über das fünfte Abdominalsegment gemacht und die Gonaden mit einer ganz feinen Pinzette aus dem Fettkörper entfernt. Bei Transplantation von Gonaden benutzte Meisenheimer (5) einen feinen Stahlhohlmeißel, in den die zu transplantierenden Gonaden mit einem Tröpfchen Blut aufgenommen wurden, um dem Tiere andern Geschlechtes mit Hilfe einer Pinzette unter die Haut geschoben zu werden; die Wunden wurden mit einem Tropfen Kollodium bestimmter Verdünnung geschlossen.

Während Meisenheimer nur Experimente mit einseitiger Entfernung der Gonaden und deren Transplantation anstellte, unternahm es Kopeć (1—3) die Experimente weiter auszudehnen. Er kastrierte einseitig und beiderseitig, transplantierte 1—5 Gonaden in eine Raupe und stellte diese Versuche an mehreren Species an, wobei er sich nicht nur auf Spinner beschränkte, sondern auch Tagfalter usw. in den Kreis seiner Experimente zog. Als Erweiterung hat er Transfusionen andersgeschlechtlichen Blutes und von Gonadenbrei bei verschiedenen Spinnern vorgenommen. Was seine Operationstechnik betrifft, so weicht sie von der Meisenheimers bedeutend ab. Zum Zwecke der Kastration durchstach er die Haut im fünften Abdominalsegment über den Gonaden. In die Öffnung führte er ein »sichelförmiges, aus einer Stahlnadel hergestelltes Häkchen ein; für die ganz jungen Exemplare wurden die Häkchen aus feinem Silberdraht angefertigt.« Mit einer geschickten Wendung im Fettkörper konnte die Gonade leicht aus der Einstichöffnung hervorgezogen und mit einer Pinzette entfernt werden. Bei größeren Tieren, bei denen der größeren Gonade halber die Einstichöffnung zu klein war, führte er eine mit den Schenkeln zusammengedrückte Pinzette ein, die er dann ein wenig sperren ließ; dadurch wurde die Haut »in der Längsachse des Tieres aufgerissen«, und das Entfernen der Gonade war nunmehr sehr einfach. Vor dem Eingriff wurden die Raupen mit Äther oder Chloroform narkotisiert, abgesehen von *Malacosoma neustria*, »deren Raupen unter der Narkose bald zugrunde gehen«. Nach der Operation wurde die Wunde zuweilen mit Kollodium verschlossen. — Die Transplantation von Gonaden wurde bei jungen Tieren mit einer feinen Pinzette ausgeführt. Die Gonaden älterer Tiere, zumal die Hoden, die unter dem Druck der Pinzette stark leiden, wurden mit einer sterilisierten Glaspipette in das andersgeschlechtliche Tier übertragen, wobei hauptsächlich darauf geachtet werden mußte, daß keine Luft mit in das Tier gelangt, da es sonst zugrunde geht. — Die Transfusion von Blut und Gonadenbrei wurde mit Hilfe einer Pravazschen Spritze ausgeführt, nachdem dem zu injizierenden Tier sämtliches Blut durch einen dorsalen Nadelstich unter einigem Druck auf den Raupenkörper entfernt worden war.

Meine Technik endlich ist fast die gleiche, wie die von Kopeć, nur habe ich es bei Kastration älterer Raupen vorgezogen, den Querschnitt Meisenheimers, der mir bedeutend bequemer war, anzuwenden. Die Handhabung der Silberdrähtchen für jüngere Raupen (bis dritte Häutung) gelingt bei einiger Übung sehr leicht, und die Operation ist binnen wenigen Sekunden ausgeführt. — Bei Transplantationen verfuhr ich ganz nach Kopeć. Die Wunden wurden, wie das auch Kopeć vielfach tat, nie verschlossen, da die Hämolymphe ja die Fähigkeit besitzt, binnen kurzer Zeit zu gerinnen und dadurch die Wunde zu schließen. Daß das Blut überhaupt oft dazu dient, eine Wunde zu schließen, das beweist auch ein von Verhoeff mitgeteilter Fall an *Carabus*arten. Verhoeff brachte den Käfern Wunden der Rückenhaut bei und beobachtete, daß sie sich durch Blut bald schlossen. »Später bildete sich sogar ganz strukturloses Wundchitin.« Daß ein oft großer Blutverlust die Weiterentwicklung der Tiere nicht hemmt und ihren Tod keineswegs verursacht, werde ich an einigen Beispielen später dartun. — Die Bluttransfusionen wurden in der Weise ausgeführt, daß soviel Tieren aus der Normalzucht Hämolymphe abgezapft wurde, bis die 1 ccm fassende Pravazspritze vollkommen gefüllt werden konnte; den zu injizierenden Raupen wurde nach der Methode von Kopeć die Hämolymphe entnommen; dann wurde die Spritzenkanüle durch die Anstichöffnung eingeführt und der Rückenhaut ziemlich parallel gehalten, um eine Verletzung des Darmes nach Möglichkeit zu vermeiden. Die injizierte Blutmenge betrug bei Raupen nach dritter Häutung, mit denen solche Versuche begonnen wurden, $^1/_5$ ccm, bei älteren Raupen $^1/_4$ ccm. Die Einstichwunde wurde, um ein Ausfließen der injizierten Hämolymphe zu vermeiden, mit verdünntem Kollodium geschlossen.

In der Anwendung der Narkose weiche ich von vorstehenden Autoren ab, indem ich weder Äther noch Chloroform benutzte, sondern nach einer Angabe von Regen (1) Kohlendioxyd, das er auch bei der Kastration von Feldgrillen mit Erfolg zur Narkotisierung benutzte. Das Gas wurde im Kippschen Apparat durch Einwirkung verdünnter Salzsäure auf Marmor entwickelt und dann — eine Reinigung erwies sich als unnötig, da die geringen Salzsäuredämpfe keine Schädigung an den Versuchstieren hervorriefen — direkt auf die Raupen ausgeströmt; die Feuchtigkeit des Gases wurde durch einen Wattebausch zurückgehalten. Ich ließ das Gas so lange auf die Tiere strömen, bis sie ganz schlaff wurden. Dieser Grad der Narkose reicht gerade aus, um beiderseitige Kastration und zugleich Transplantation von zwei Gonaden vornehmen zu können. Bei Tieren nach erster Häutung genügt eine Narkose mit schwachem Kohlensäurestrom von 30 Sekunden, bei denen nach zweiter Häutung von 45 Sekunden, bei denen nach dritter Häutung von einer Minute und bei denen nach vierter und fünfter Häutung ein starker Gasstrom von 30—50 Sekunden. — Diese Methode gestattet auch Tiere mit glatter Haut leicht zu kastrieren, während sonst nach der Äthernarkose der Darm bei einem Rückenschnitt meist aus der Wunde heraustritt und den Tod des Tieres zur Folge hat. Die Tiere — ich habe einige Versuche an Wolfsmilchschwärmerraupen gemacht, um mich von der gelinden Wirkung der CO^2-Narkose zu überzeugen — überstehen die Operation ganz gut und fangen bald an zu fressen; die folgende Häutung ging auch glatt von statten, wenn die Operation sofort nach einer Häutung vorgenommen worden war; eine schädliche Wirkung des Kohlendioxyds hat sich analog den Erfahrungen Regens niemals gezeigt.

Die Operationen wurden stets kurz nach einer stattgehabten Häutung unter Zuhilfenahme einer Doppellupe ausgeführt. Nach der Kastration wurde die Gonade noch hinsichtlich ihres Geschlechtes untersucht; die einzelnen Operationsdaten usw. wurden sorgfältig in einem Protokollbuch aufgezeichnet, die operierten Tiere gut isoliert und jede Versuchsreihe mit einer in Buchstaben und Zahlen abgekürzten Etikette versehen.

c. Experimente über Kastration der Gonaden.

Die Kastration der Geschlechtsdrüsen wurde schon frühzeitig begonnen und zwar sofort nach vollendeter erster Häutung. Sie betraf stets die beiden Geschlechtsdrüsen, denn es hatte keinen Zweck einseitige Kastrationen vorzunehmen. Nach jeder der nächstfolgenden Häutungen wurden Versuchsserien von ♂♂ und ♀♀ bis nach durchlaufener fünfter Häutung kastriert. Die Farbe der Hämolymphe wurde dann in der Puppe geprüft, um genau festzustellen, ob mit Ausschaltung der Gonaden die gelbliche Farbe der ♂♂ sich etwa in das Grün der ♀♀ verwandelt. Das Resultat war dies, daß die Hämolymphefarbe dadurch absolut nicht beeinflußt wurde. Bei den ♂♂-Puppen jeder Versuchsserie, mochte die Kastration nun frühzeitig vorgenommen worden sein oder erst auf späteren Stadien, erwies sich die Farbe der Hämolymphe genau wie bei normalen Tieren schwachgelblich bei *dispar* und hellgelb bei *monacha*. Bei den ♀♀-Puppen, deren grüne Hämolymphe in der Raupe bei der Verpuppung normaler Tiere in rötlich umschlägt bei beiden Spinnern, zeigte die Hämolymphe durchweg ohne Ausnahme eine rötliche Farbe.

Die Entfernung der Gonaden bei Raupen hatte also keinen Einfluß auf die Farbe der Hämolymphe bei beiden Geschlechtern.

d. Experimente über Transplantation der Gonaden.

Transplantiert wurden Gonaden, Hoden wie Ovarien, in vorher beiderseitig kastrierte Exemplare andern Geschlechtes. Ich begnügte mich nicht damit, sofort nach der Kastration zwei Gonadenanlagen zu implantieren, sondern ich wiederholte wie Kopeć (3) die Transplantation nochmals nach einer späteren Häutung. Insgesamt wurden so 2—5 Ovarien bzw. Hoden einem Tiere einverleibt, um eine möglichst große Wirkung zu erzielen, falls sich eine solche geltend machen sollte. Auch wurden Gonaden von einer Species auf die andre implantiert, d. h. Hoden von jungen *monacha*-♂♂ auf ältere *dispar*-♀♀-Raupen und Ovarien junger ♀♀ von *monacha* auf ältere ♂♂-Raupen von *dispar*. Diese transplantierten Gonaden fallen nun, wie uns schon Kopeć (3) beschreibt, innerhalb kurzer Zeit im fremden Organismus der Degeneration anheim, so daß ihr eventueller Einfluß eben nur von kurzer Dauer sein kann. Die Gonaden lösen sich allmählich »in Körner und Brocken auf, die resorbiert werden, und an ihre Stelle tritt bindegewebige, sich hypertrophisch entwickelnde Substanz, die ungefähr am elften Tage nach der Einimpfung der Gonade fast schon das ganze Implantat erfüllt.«

Die Transplantation von Ovarien in kastrierte Männchen hätte bei einem Einfluß der Gonaden bewirken können, daß das schwach gelbliche Blut allmählich durch grünes ersetzt worden wäre und umgekehrt, Transplantation von Hoden in kastrierte Weibchenraupen hätte eine Entfärbung des grünen Blutes zur Folge haben können. Allein, die Blutbefunde lehren, daß keinerlei Veränderung eintritt, gleichviel ob zwei oder mehr Gonaden implantiert worden waren; immer bleibt die Farbe der Hämolymphe ganz normal.

e. Experimente über Bluttransfusion.

Die Bluttransfusionen wurden, wie schon oben erwähnt, erst an Raupen, die bereits die dritte Häutung überstanden hatten, vorgenommen, da jüngere Raupen ihrer Kleinheit halber sich als ungeeignet erwiesen. Es wurden nun sowohl Bluttransfusionen an normalen Raupen beiden Geschlechts ausgeführt, wie auch an bereits kastrierten und transplantierten Exemplaren. Die Hämolymphe entstammte teils gleichalterigen Tieren des entgegengesetzten Geschlechtes, teils älteren ziemlich erwachsenen Tieren, die jedesmal der Normalzucht entnommen wurden.

Die Wirkung des andersgeschlechtlichen Blutes nach der Injektion war frappant, und bereits Kopeć (3) und Metalnikoff (2) haben sie beobachtet. Ganz gleich, ob Hämolymphe gleichalteriger oder älterer Raupen injiziert war, stets lagen die prall gefüllten Tiere regungslos auf dem Boden ihrer Zuchtbehälter; man glaubte anfangs, sie wären tot. In diesem kraftlosen Zustand verweilen die Raupen je nach der Menge der injizierten Hämolymphe mehrere Stunden; dann kehrt allmählich die Bewegung zurück, die Tiere beginnen wieder zu fressen und verhalten sich dann wie normale Tiere. Die folgende Häutung zog sich nur ein wenig länger als sonst unter normalen Verhältnissen hinaus. — Metalnikoff (2) injizierte jungen Exemplaren einer Motte (*Galleria mellonella*) Blut älterer Tiere, die nahe vor der Verpuppung standen oder bis zwei Tage verpuppt waren, und fand die gleiche, oben geschilderte Erscheinung, die aber bei den Tieren ausbleiben soll, denen Blut gleichalteriger Raupen oder von Puppen, die über drei Tage alt waren, appliziert worden war. Er glaubt daher zu dem Schlusse berechtigt zu sein, daß »zum Beginn der Metamorphose im Blute der Insekten bestimmte spezifische Toxine auftreten, welche allem Anscheine nach zur Vergiftung bestimmter Gewebe und Zellen führen, die dann der

Phagocytose zum Opfer fallen, und welche in diesem Stadium bei jungen Tieren giftig wirken.« — Da aber solche Fälle einer momentanen Lähmung auch auftreten, wenn man Blut von Raupen, die noch lange nicht vor der Verpuppung stehen, injiziert, wie das auch Kopeć (3) konstatiert, dessen Befunde ich vollkommen bestätigen kann, so ist Metalnikoffs (2) Annahme einer Toxinwirkung hinfällig. Es sind vielmehr »diese Erscheinungen«, wie Kopeć ausführt, dessen Meinung ich ganz beipflichte, »gar nicht durch die Anwesenheit histolytischer Toxine hervorgerufen, sondern sie sind einfach als Folge des fremden Blutgewebes aufzufassen.« Diese Auffassung wird noch gestützt durch ein von mir angestelltes Experiment, das hier mit angeführt sein soll. Um die Frage zu erörtern, wie sich die Raupen gegenüber einer Injektion pflanzlichen Chlorophylls verhalten, zerrieb ich frische Eichenblätter in physiologischer (0,85prozentiger) Kochsalzlösung und injizierte dann die feine Aufschwemmung normalen ♂♂- und ♀♀-Raupen von *monacha*, denen zuvor sämtliche Hämolymphe entfernt worden war. Die Raupen fielen nach der Injektion von $^1/_4$ ccm nicht etwa wie nach der Injektion von Hämolymphe in einen stundenlang anhaltenden Starrkrampf, sondern sie ertrugen die Injektion viel leichter; nach wenigen Minuten schon begannen sie wieder zu fressen. — Dies spricht wohl sehr klar für die obige Auffassung von Kopeć (3). Bei den Tieren, denen Hämolymphe injiziert worden war, ist noch bemerkenswert, daß sie nach Wiedererlangung der Bewegung sehr intensiv fressen, während doch normale Tiere derselben Species tagsüber sehr wenig fressen. Prüft man nun die Hämolymphe der injizierten Raupen, so findet man schon nach etwa 65 Stunden, daß die Farbe des injizierten Blutes verschwunden ist und der der Hämolymphe des eigenen Geschlechts eigentümlichen gewichen ist. Mit andern Worten, Männchen injizierte grüne ♀♀-Hämolymphe ist bald wieder typisch männlich von gelblicher Farbe, während die der Weibchen nach der Injektion mit ♂♂-Hämolymphe wieder leuchtend grün erscheint. In der Puppe in bezug auf die Blutfarbe geprüft, verhalten sich beide Geschlechter ebenfalls normal. Das gleiche gilt auch von der Injektion einer Chlorophyllaufschwemmung in phys. Kochsalz. Jedoch vollzieht sich hier die Umänderung in die normale Farbe der Hämolymphe in kürzerer Zeit (etwa 35 Stunden). Von einem Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf transfundiertes Blut ist nichts wahrzunehmen, da ja bei kastrierten Exemplaren das transfundierte Blut ebenfalls nach einiger Zeit in das dem betreffenden Geschlecht eigentümliche verändert wird. Der Vorgang der Umänderung ist vielmehr folgender: Nachdem das geschlechtsfremde Blut injiziert ist, beginnen — und dies geschieht besonders während der Zeit des Starrkrampfes der Raupen — die Phagocyten eine rege Tätigkeit zu entfalten. Sie bemächtigen sich der fremden Eiweißkörper samt des Farbstoffes und entfernen sie aus der Blutflüssigkeit, ein Vorgang, der der Aufnahme von Bazillen durch Phagocyten ähnlich ist, wie es METALNIKOFF (1) eingehend beschreibt. Untersucht man während dieser Zeit einen Tropfen Hämolymphe, so gewahrt man unter dem Mikroskop eine reichlichere Anzahl Leucocyten als sonst. Vielleicht rührt die größere Zahl davon her, daß sich die vorhandenen rasch geteilt haben, oder sie stammen von den sog. »fixen Leucocytenlagerstätten«, die HEIDENHAIN beschrieben hat. »Diese sind segmental angeordnet und finden sich vom zweiten Thorakalsegment der Raupe an. Die Zellen dieser Lagerstätten bleiben unbeweglich während des ganzen Raupenlebens und werden erst zu der Zeit, in welcher die Raupe in die Puppe übergeht, plötzlich frei; sie gelangen unmittelbar in das Blut und beteiligen sich wahrscheinlich an der Zerstörung jener Organe der Raupe, welche histologisch untergehen, um den definitiven, den Imaginalorganen, Platz zu machen.« Es könnte daher leicht möglich sein, daß beim Eindringen von fremden Substanzen in das Blut diese Zellen aus den Lagerstätten flottgemacht würden, weil die Leucocyten des Blutes allein die Aufgabe nicht schnell erledigen können. Bei einigen Leucocyten glaube ich sogar, mit Bestimmtheit mit Hilfe eines Apochromaten ganz deutliche grüne Körnchen gesehen zu haben, wenn weibliche Hämolymphe injiziert worden war. Bei der Untersuchung der Hämolymphe von *monacha* ♂ und ♀ nach der Injektion der Kochsalzchlorophyllaufschwemmung habe ich ganz scharf grüne Zellen (Chloroplasten) innerhalb der Phagocyten beobachten können. Nachdem nun diese feindlichen Stoffe durch die Phagocyten entfernt worden sind, beginnt eine Neubildung der Hämolymphe; das gibt sich, abgesehen von dem Blutbefunde nach einigen Tagen, schon durch die große Freßlust der Raupen eine Zeit nach der Injektion offensichtlich kund.

So haben denn auch die Transfusionsversuche keinerlei Wirkungen auf die Farbe der Hämolymphe von ♂ und ♀ zu verzeichnen.

Bevor ich aber zur genaueren Darstellung der Hämolymphfarbe an den operierten Tieren in Tabellen übergehe, möchte ich noch einige Bemerkungen an die Blutentnahme bei Raupen und Puppen anknüpfen. — Entnimmt man Raupen sämtliche Hämolymphe durch Anschneiden einiger Afterfüße und setzt sie wieder an ihr Futter, so beginnen sie sofort zu fressen, so daß der Körper sich bald wieder prall anfühlt. Man kann das Experiment mehrere Male an derselben Raupe während ihres Raupenlebens wiederholen, ohne daß ein letaler Ausgang zu befürchten wäre. Entnimmt man Raupen, die eben die letzte Häutung hinter sich haben, die Hämolymphe, so fressen sie sehr intensiv und eine frühere Verpuppung als bei gleichalterigen, normalen Raupen tritt ein. Der aus jeder solchen Puppe resultierende Falter ist vollkommen normal, zeigt auch keine der Flügelverkrüppelungen, die sonst unter Schmetterlingen sehr häufig sind (vgl. C. Fromholz). Nimmt man jedoch einer Raupe nach letzter Häutung zweimal Hämolymphe, so ist zwar eine Tendenz zur Verpuppung vorhanden, die sich zumal bei coconanfertigenden Formen darin kundgibt, daß ein Cocon noch gesponnen wird, aber zur Bildung einer richtigen Puppe kommt es nie; fast immer geht das Tier noch als Raupe zugrunde und nur selten findet man die Nackenhaut geplatzt und den Kopfteil der Puppe zum Vorschein kommend; meist geht die Abstreifung der letzten Raupenhaut nicht von statten.

Auch den Puppen kann man die Hämolymphe durch Anschneiden der Flügeldecken entnehmen und fast bis auf den letzten Tropfen entfernen, wenn man die beweglichen Hinterleibsringe vorsichtig zusammendrückt. Bei Versuchen mit Puppen von Wolfsmilchschwärmer (*Deilephila euphorbiae*) zeigte sich, daß die Mehrzahl, soweit sie nicht durch den Druck beim Entfernen der Hämolymphe stark verletzt waren, mindestens zwei Monate nach der Entnahme noch Leben zeigten; dann gingen aber die meisten ein. Von 150 so behandelten Puppen schlüpften jedoch — einigen war bereits im November 1911, andern erst im Februar 1912 die Hämolymphe abgezapft worden — 1912 vier ♂♂ und sechs ♀♀, also $6^2/_3\%$ der gesamten Versuchstiere; die Tiere werden wohl höchst wahrscheinlich noch ein Tröpfchen Hämolymphe besessen haben, das zur Entwicklung der Imago vollkommen ausgereicht hat; die Tiere schlüpften sämtlich mit dem einen oder dem andern Flügel verkrüppelt, was jedoch nur auf der Verletzung durch das Anschneiden beruhen dürfte. Diese Versuche zeigen, daß die Annahme früherer Autoren, so die von Jaworowski, daß die Raupen bei großen Blutverlusten eingingen, nicht berechtigt ist. Nach Jaworowski führt nämlich »das Wachstum der Eier bzw. des Samens auf Kosten der Blutflüssigkeit die Todesursache der Insekten herbei.« »Bekanntlich besitzen diese die größte Blutquantität in ihrem Larvenzustande, während dessen der zum Wachstum der Organe (Geschlechtsorgane, Darmkanales, Nervensystems usw.) nötige Baustoff geliefert wird. Im Puppenzustande wird die Blutquantität in dem Maße, wie die Organe der Imago sich entwickeln, bis auf eine bestimmte Menge herabreduziert, und diese würde zur weiteren Entwicklung der Eier in der Imago nicht ausreichen, wenn das vollkommene Insekt nicht genötigt sein würde, die Nahrung von neuem zu nehmen, und infolgedessen das Blut in der Leibeshöhle anzuhäufen, auf dessen Kosten die Eier bzw. die Samenelemente sich so stark entwickeln, daß das ganze Abdomen des Insekts anschwillt, und das noch übriggebliebene Blut nur noch durch die dazwischen gelassenen Poren der Eierstocktuben und des Eierstockmuskelnetzes hindurchsickert. Wird der Inhalt der Eierstockröhren bzw. der Hodenfollikel entleert, so erfolgt hernach bald der Tod, welcher aber nicht durch das Entleeren der Eier bzw. der Samenelemente hervorgerufen ist.« Jaworowski führt als Gegenbeweis an, daß ein Fischweibchen nach dem Ablaichen stets weiterlebt. Bei den Insekten liegen aber die Verhältnisse total anders: »Bei ihnen«, so fährt Jaworowski fort, »ist vor dem Entleeren der Eier bzw. des Samens das Blut auf ein Minimum (!) reduziert, nach dem Entleeren derselben entsteht im Abdomen eine große Höhle, in welcher die Blutflüssigkeit sich ansammelt, aber in einer derartig geringen Menge, daß sie dieselbe auszufüllen nicht imstande ist. Das Blut gelangt nicht mehr zum Rückengefäß und es hört infolgedessen jegliche Blutcirculation auf. Dies bewirkt, daß das durch das Fortpflanzungsgeschäft entkräftete Insekt gar nicht mehr zu Kräften kommt; bald entwickeln sich im Inneren Gase, alle Teile desorganisieren, es erfolgt sein Tod.«

Es seien nun die Tabellen über die Kastrations-, Transplantations- und Transfusionsversuche angeschlossen (s. Tabellen XXX—XXXIII, S. 446—455).

(Abkürzungen: D = *Lym. dispar*; M = *Lym. monacha*; K = Kastration; T = Transplantation; B = Bluttransfusion; C = Chlorophyllinjektion; die lateinischen Buchstaben bedeuten a = Versuchsserie an ♂♂-, b = Versuchsserie an ♀♀-Raupen; die lateinischen Zahlen I, II usw. zeigen die Zahl der Häutung an, nach der die Operationsversuche angestellt wurden; die arabischen Zahlen bedeuten die Ordnungszahl der Puppe bzw. der operierten Raupe, deren Hämolymphfarbe geprüft wurde; P = Puppe, R = Raupe. Jede Versuchsserie umfaßte 25—30 Exemplare; die Mortalität der Raupen erhellt aus den Ordnungszahlen; Htg = Häutung).

Beim Durchmustern dieser Tabellen geht mit großer Eindeutigkeit hervor daß Kastration, Transplantation und Bluttransfusion auf die Farbe der Hämolymphe gar keine Wirkung haben und daß, selbst wenn

Tabelle XXX. Kastrationsversuche.

Datum	Operationsreihe und Ordnungszahl der untersuchten Raupe oder Puppe	beiderseitige Kastration	Farbe der Hämolymphe des ♂	Farbe der Hämolymphe des ♀
1912				
14. VI.	D. K. I. a. 1	nach I. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. III. b. 1—6	nach III. Htg.	—	P.: rötlich
15. VI.	D. K. II. a. 1—3	nach II. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. III. a. 1—11	nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. III. b. 7	nach III. Htg.	—	P.: rötlich
16. VI.	D. K. IV. a. 1—3	nach IV. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. V. a. 1—4	nach V. Htg.	P.: schwach gelblich, fast farblos	—
	D. K. IV. b. 1	nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
17. VI.	D. K. II. a. 4—5	nach II. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. IV. a. 4—5	nach IV. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. II. b. 1	nach II. Htg.	—	P.: rötlich
	D. K. III. b. 8	nach III. Htg.	—	P.: rötlich
18. VI.	D. K. V. b. 1—11	nach V. Htg.	—	P.: rötlich
20. VI.	D. K. I. a. 2	nach I. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. II. a. 6	nach II. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. III. a. 12—13	nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. IV. a. 6	nach IV. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. V. a. 5—8	nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. II. b. 2	nach II. Htg.	—	P.: rötlich
	D. K. III. b. 9	nach III. Htg.	—	P.: rötlich
	D. K. V. b. 12—26	nach V. Htg.	—	P.: rötlich
	M. K. III. a. 1—4	nach III. Htg.	P.: hellgelb	—
25. VI.	D. K. I. a. 3	nach I. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. III. b. 10—12	nach III. Htg.	—	P.: rötlich
27. VI.	D. K. I. a. 4—5	nach I. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. II. a. 7—9	nach II. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. III. a. 14—15	nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. IV. a. 7—8	nach IV. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. I. b. 1	nach I. Htg.	—	P.: rötlich

Datum	Operationsreihe und Ordnungszahl der untersuchten Raupe oder Puppe	beiderseitige Kastration	Farbe der Hämolymphe des ♂	Farbe der Hämolymphe des ♀
1912				
27. VI.	D. K. II. b. 3	nach II. Htg.	—	P.: rötlich
	D. K. IV. b. 2	nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
29. VI.	M. K. I. a. 1—5	nach I. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. K. III. a. 5—6	nach III. Htg.	P.: hellgelb	—
30. VI.	M. K. I. b. 1—2	nach I. Htg.	—	P.: rötlich
1. VII.	D. K. I. a. 6	nach I. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. II. a. 10	nach II. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. K. II. b. 4	nach II. Htg.	—	P.: rötlich
	D. K. IV. b. 3	nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
2. VII.	D. K. I. b. 2—6	nach I. Htg.	—	P.: rötlich
	D. K. II. a. 11	nach II. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	M. K. II. a. 1—6	nach II. Htg.	P.: hellgelb	—
4. VII.	M. K. I. a. 6—7	nach I. Htg.	P.: hellgelb	—
7. VII.	M. K. I. b. 3—4	nach I. Htg.	—	P.: rötlich
12. VII.	M. K. V. a. 1—8	nach V. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. K. IV. b. 1	nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
13. VII.	M. K. IV. a. 1—7	nach IV. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. K. IV. b. 2—4	nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
14. VII.	M. K. II. b. 1—2	nach II. Htg.	—	P.: rötlich
15. VII.	M. K. V. b. 1—6	nach V. Htg.	—	P.: rötlich
18. VII.	M. K. IV. a. 8—9	nach IV. Htg.	P.: hellgelb	—
20. VII.	M. K. IV. b. 5—6	nach IV. Htg.	-	P.: rötlich
21. VII.	M. K. II. b. 3	nach II. Htg.	—	P.: rötlich
	M. K. III. b. 1	nach III. Htg.		P.: rötlich
28. VII.	M. K. III. b. 2	nach III. Htg.	—	P.: rötlich

Tabelle XXXI. Transplantationsversuche.

Datum	Operationsreihe und Ordnungszahl der untersuchten Raupe oder Puppe	beiderseitige Kastration (Vorbehandlung)	Transplantation	Farbe der Hämolymphe des ♂	Farbe der Hämolymphe des ♀
1912					
14. VI.	D. T. II. u. IV. a. 1—5	K. nach II. Htg.	2 Ovarien nach II. Htg und 2 Ovarien nach IV. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. T. II. u. IV. b. 1—7	K. nach II. Htg.	2 Hoden nach II. Htg. und 2 Hoden nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
	D. T. III. a. 1—7	K. nach III. Htg.	3 Ovarien von *monacha* (II. Htg.) nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
16. VI.	D. T. II. u. IV. b. 8—11	K. nach II. Htg.	2 Hoden nach II. Htg. und 2 Hoden nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
	D. T. III. b. 1	K. nach III. Htg.	3 Hoden von *monacha* (II. Htg.) nach III. Htg.	—	P.: rötlich
18. VI.	D. T. III. b. 2—6	K. nach III. Htg.	3 Hoden von *monacha* (II. Htg.) nach III. Htg.	—	P.: rötlich

Datum	Operationsreihe und Ordnungszahl der untersuchten Raupe oder Puppe	Vorbehandlung (beiderseitige Kastration, Transplantation)	Bluttransfusion	Farbe der Hämolymphe des ♂	Farbe der Hämolymphe des ♀
1912					
14. VI.	D. B. V. a. 1—2	—	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach V. Htg.	R.: 30 Std. nach der Injektion, schmutzig gelbgrün	—
15. VI.	D. B. IV. a. 1	K. nach IV. Htg.	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach IV. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. IV. b. 1—2	K. nach IV. Htg.	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
	D. B. V. a. 3—5	—	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach V. Htg.	R.: 60 Std. nach der Injektion, schwach gelblich	—
	D. B. V. b 1	—	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach V. Htg.	—	R.: 21 Std. nach der Injektion, schmutzig gelbgrün
16. VI.	D. B. III. u. V. a. 1—2	K. nach II. Htg.	1/5 ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. V. b. 2	—	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach V. Htg.	—	R.: 45 Std. nach der Injektion, schmutzig grün
17. VI.	D. B. V. b. 3	—	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach V. Htg.	—	R. in Verpuppung: 67 Std. nach der Injektion, rötlich
18. VI.	D. B. V. b. 4—5	K. nach V. Htg.	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach V. Htg.	—	P.: rötlich
	D. B. III. u. V. b. 1—5	K. nach II. Htg.	1/5 ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	—	P.: rötlich
19. VI.	D. B. V. b. 6—7	K. nach V. Htg.	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach V. Htg.	—	P.: rötlich

Datum	Operationsreihe und Ordnungszahl der untersuchten Raupe oder Puppe	Vorbehandlung (beiderseitige Kastration, Transplantation)	Bluttransfusion	Farbe der Hämolymphe des ♂	Farbe der Hämolymphe des ♀
19. VI.	D. B. III. u. V. a. 3	K. nach II. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	
	D. B. V. a. 6—9	—	$^1/_4$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	-
20. VI.	D. B. III. a. I	K. nach II. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	
	D. B. III. a. 2—4	K. nach III Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. IV. a. 2—3	K. nach IV. Htg.	$^1/_4$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach IV. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. III u. V. a. 4	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	
21. VI.	D. B. III. u. V. a. 5—9	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. V. b. 8—11	—	$^1/_4$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach V. Htg.	—	P.: rötlich
22. VI.	D. B. III. a. 5—8	K. nach II. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. III. b. 1—4	—	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	R.: 65—67 Std. nach der Injektion, gelbgrün
24. VI.	D. B. III. u V. b. 6 9	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	—	P.: rötlich
25. VI.	D. B. III. a. 9 11	K. nach II. Htg	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	
25. VI.	D. B. III. u. V. b. 10	K. nach III Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	—	P.: rötlich
	D. B. III a 12	—	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III Htg.	P.: schwach gelblich	
27. VI.	D. B. III. a 13—14	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	
	D. B. III. b. 5—11	—	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
	D. B. III. u. V. b. 11—14	—	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	—	P.: rötlich
28. VI.	D. B. III a. 15	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. III. b. 12—13	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
	D. B. III. b. 14—18	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
	D. B. III a. 16—19	—	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. III. u. V. a. 10—11	—	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	—
29. VI.	D. B. III. a. 20—24	K. nach II. Htg. T.: 2 Ovarien nach II. Htg. u. 2 Ovarien nach IV. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: schwach gelblich	—
30. VI.	D. B. III. b. 19—21	K. nach II. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
	D. B. III. b. 22—23	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
	D. B. III. a. 25—26	K. nach II. Htg. T.: 2 Ovarien nach II Htg. u. 2 Ovarien nach IV. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III Htg.	P.: schwach gelblich	—

Datum	Operationsreihe und Ordnungszahl der untersuchten Raupe oder Puppe	Vorbehandlung (beiderseitige Kastration, Transplantation)	Bluttransfusion	Farbe der Hämolymphe des ♂	Farbe der Hämolymphe des ♀
30. VI.	D. B. III. u. V. a. 12	—	1/5 ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	—
	D. B. III. u. V. b. 15—16	—	1/5 ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	—	R.: 65 Std. nach der Injektion, gelbgrün
1. VII.	M. B. III. u. V. b. 1–2	—	1/5 ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	—	R.: 65 Std. nach der Injektion, grün
2. VII.	M. B. III. u. V. a. 1—3	—	1/5 ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	R.: 3 Tage nach der Injektion, hellgelb	—
3. VII.	M. B. III. u. V. b. 3	—	1/5 ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	—	P.: rötlich
4. VII.	D. B. III. b. 24—25	K. nach II. Htg. T.: 2 Hoden nach II. Htg. u. 2 Hoden nach IV. Htg.	1/5 ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
5. VII.	M. B. III. u. V. a. 4—5	—	1/5 ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. B. III. a. 1 2	—	1/5 ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	R.: 3 Tage nach der Injektion, hellgelb	—
6. VII.	D. B. III. b. 26–28	K. nach II. Htg. T.: 2 Hoden nach II. Htg u. 2 Hoden nach IV. Htg.	1/5 ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
7. VII.	M. B. III. b. 1		1/5 ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	R.: nach IV. *Htg. grün*
7. VII.	M. B. V. a. 1—7	—	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach V. Htg.	[illegible] der Injektion, schmutzig gelbgrün	
10. VII.	M. B. III. a. 3–5		1/5 ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	R.: nach IV. Htg. hellgelb	—
12. VII.	D. B. V. a. 10—11	K. nach V. Htg.	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	—
13. VII.	D. B. V. a. 12	K. nach V. Htg.	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach V. Htg.	P.: schwach gelblich	—
14. VII.	M. B. III. a. 6	K. nach II. Htg.	1/5 ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: hellgelb	—
15. VII.	M. B. III. b. 2	K. nach II. Htg.	1/5 ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
	M. B. IV. a. 1—3	K. nach II. Htg. T.: 2 Ovarien nach II. Htg.	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach IV. Htg.	P.: hellgelb	
	M. B. V. a. 8—16	—	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach V. Htg.	P.: hellgelb	
16. VII.	M. B. V. a. 17–19	K. nach V. Htg.	1/4 ccm ♀♀-Hämolymphe nach V. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. B. IV. b. 1–2	K. nach II. Htg. T.: 2 Hoden nach II. Htg.	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
17. VII.	M. B. III. b. 3	K. nach II. Htg.	1/5 ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.		P.: rötlich
18. VII.	M. B. III. u. V. b. 4	K. nach II. Htg.	1/5 ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. 1/4 ccm do. nach V. Htg.	—	P.: rötlich
	M. B. IV. b. 3—6	K. nach II. Htg. T.: 2 Hoden nach II. Htg.	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
	M. B. III. b. 4—5	—	1/5 ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
19. VII.	M. B. IV. b. 7.	—	1/4 ccm ♂♂-Hämolymphe nach IV. Htg.	—	P.: rötlich

Datum	Operationsreihe und Ordnungszahl der untersuchten Raupe oder Puppe	Vorbehandlung (beiderseitige Kastration, Transplantation)	Bluttransfusion	Farbe der Hämolymphe des ♂	Farbe der Hämolymphe des ♀
19. VII.	M. B. III. a. 7—10	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. B. IV. a. 4	K. nach IV. Htg.	$^1/_4$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach IV. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. B. IV. b. 8	K. nach IV. Htg.	$^1/_4$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach IV. Htg.	—	P.: rötlich
	M. B. V. b. 1.	K. nach V. Htg.	$^1/_4$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach V. Htg.	—	P.: rötlich
	M. B. III. u. V. b. 5—6	K. nach II. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	—	P.: rötlich
20. VII.	M. B. III. a. 11—12	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. B. III. b. 6—9	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
	M. B. III. u. V. a. 6—7	K. nach II. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. B. III. a. 13	—	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: hellgelb	—
21. VII.	M. B. III. a. 14	K. nach II. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach III. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. B. IV. a. 5—6	K. nach IV. Htg.	$^1/_4$ ccm ♀♀-Hämolymphe nach IV. Htg.	P.: hellgelb	
	M. B. III. b. 10—12	K. nach II. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämolymphe nach III. Htg.	—	P.: rötlich
24. VII.	M. B. III. u. V. a. 8—10	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♀♀-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	P.: hellgelb	—
	M. B. III. u. V. b. 7—8	K. nach III. Htg.	$^1/_5$ ccm ♂♂-Hämol. nach III. Htg. u. $^1/_4$ ccm do. nach V. Htg.	—	P.: rötlich

Tabelle XXXIII. Injektionsversuche mit einer Chlorophyllaufschwemmung in phys. Kochsalz.

Datum	Operationsreihe und Ordnungszahl der untersuchten Raupe oder Puppe	Injektion einer Chlorophyllaufschwemmung in phys. Kochsalz	Farbe der Hämolymphe des ♂	Farbe der Hämolymphe des ♀
1912 7. VII.	M. C. V. a. 1—7	1/4 ccm Lösung nach V. Htg.	R.: 30 Std. nach der Injektion: hellgelb	—
	M. C. V. b. 1–8	1/4 ccm Lösung nach V. Htg.	—	R.: 35 Std. nach der Injektion: grün
15. VII.	M. C. V. a. 8—16	1/4 ccm Lösung nach V. Htg.	P.: hellgelb	—
16. VII.	M. C. V. b. 9—15	1/4 ccm Lösung nach V. Htg.	—	P.: rötlich

die Gonaden eine innere Sekretion besitzen, deren Produkte mit dem sexuellen Farbunterschied der Hämolymphe in keinen ursächlichen Zusammenhang zu bringen sind, d. h. mit andern Worten, der Farbunterschied in der Hämolymphe ist durchaus primärer Natur, und seine Ursachen liegen in der total verschiedenen Organisation der Darmzellen bzw. des ganzen Darmtraktus bei ♀♀ und ♂♂, insofern als die Darmzellen der ♀♀ das Chlorophyll der Pflanzennahrung in wenig modifizierter Form als Metachlorophyll passieren lassen, die Darmzellen der ♂♂ jedoch nur den Xanthophyllen den Durchgang zur Hämolymphe gestatten.

Die Erörterung, wieso die Ergebnisse dieser Untersuchungen imstande sind, in die so schwer erklärlichen Tatsachen der Meisenheimerschen Resultate und der andrer Autoren Licht zu bringen und sie leicht zu erklären, möchte ich mir für ein späteres Kapitel aufsparen.

VIII. Kapitel.

Serobiologische Versuche (Präzipitinreaktion) mit der Hämolymphe und den Geschlechtsdrüsen beider Geschlechter von Lepidopteren.

Für die pflanzenfressenden Formen ist für die sexuelle Differenzierung von Zellen der Farbunterschied in der Hämolymphe ein Indikator. Wo dieser aber fehlt, d. h. wo die Hämolymphe beider Geschlechter nicht verschieden gefärbt erscheint, also bei den nichtphytophagen

Insekten, hindert uns doch nichts an der gleichen Annahme, daß auch hier sexuelle Zelldifferenzierung vorliegt; sie kann sich uns bloß nicht so charakteristisch dartun wie bei Raupen. Wie können wir aber auch hier Differenzierungen nachweisen? — Es bot sich hier vor allem eine Methode, die es ermöglicht, eine Verschiedenheit in den Eiweißkörpern zu erkennen. Ich meine die bekannte sogenannte biologische Reaktion oder Präzipitinmethode (Präzipitine 1897 von R. Kraus entdeckt). »Präzipitine sind spezifische Reaktionsprodukte des Tierkörpers, die nach Einspritzung der betreffenden Versuchstiere mit gewissen, fremdartigen (tierischen oder pflanzlichen) Eiweißsubstanzen in dem Blutserum der so vorbehandelten Tiere auftreten und welche die Eigenschaft besitzen, beim Zusatz zu den zur Vorbehandlung benutzten Eiweißlösungen (präzipitogene Substanzen) in diesen einen Niederschlag (Präzipitat) zu erzeugen.« (Uhlenhuth und Weidanz S. 721.) Es sollten nun zunächst Vorversuche mit der Hämolymphe pflanzenfressender Formen angestellt werden, bevor die nicht phytophagen Insekten zur Untersuchung herangezogen wurden. — In die Praxis übersetzt heißt der oben angeführte Satz, den Uhlenhuth und Weidanz in einer Arbeit: »Technik und Methodik des biologischen Eiweißdifferenzierungsverfahrens (Präzipitinmethode) usw.«, an die ich mich in der Ausführung der Versuche ganz gehalten habe, geprägt haben: Injiziert man z. B. einem Kaninchen mehrere Male eine gewisse Anzahl Kubikzentimeter ♀♀-Hämolymphe und entnimmt nach einiger Zeit dem Versuchstiere Blut, so enthält dessen Serum Antikörper gegen die fremden Eiweißstoffe der Hämolymphe. Versetzt man eine genügend mit phys. Kochsalzlösung verdünnte ♀♀-Hämolymphe mit sehr wenig Serum (0,1 ccm), so tritt in den Reagensröhrchen zunächst eine Trübung und bald darauf eine Ausflockung ein, die sich dann als Niederschlag auf dem Boden des Röhrchens absetzt; der Niederschlag besteht in gefällten Eiweißkörpern. Nun ist noch hinzuzufügen, daß alle Präzipitine streng spezifisch sind, d. h. daß sie nur die Eiweißkörper des Injektionsmaterials fällen und ferner die gleichen Eiweißkörper anderer homologer Eiweißlösungen. Enthielte also z. B. die ♂♂-Hämolymphe differente Eiweißstoffe, so würde bei Zusatz von ♀♀-Hämolympheantiserum keine Fällung auftreten; sind die gleichen Eiweißkörper quantitativ in beiden Hämolymphen verschieden verteilt, so würde sich dies in der Stärke der Fällbarkeit kenntlich machen.

Die nachstehenden Untersuchungen wurden im Pharmakologischen Institut ausgeführt, wo auch die Versuchstiere untergebracht und verpflegt wurden. — Für die Überlassung der nötigen Räumlichkeiten bin ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. Boehm zu aufrichtigem Danke verpflichtet. Nicht minderen Dank schulde ich auch Herrn Privatdozent Dr. med. et ph. O. Gros, der in großer Liebenswürdigkeit die Ausführung der Injektionen übernahm und mich mit Rat bei den Versuchen freundlichst unterstützte. — Der Gang der Experimente ist folgender: Zu den Versuchen wurden die Puppen vom Wolfsmilchschwärmer (*Deilephila euphorbiae*) benutzt, deren jede eine reichliche Menge Hämolymphe gab, die man ganz rein erhielt, wenn man die Flügeldecken vorsichtig anschnitt; durch langsames Zusammendrücken der Hinterleibsringe gelang es noch, fast sämtliche Hämolymphe zu erhalten; immerhin erforderten die Versuche eine erhebliche Anzahl Puppen.

Am 14. November 1911 wurde mit den serobiologischen Versuchen begonnen, indem zunächst nur ein Kaninchen (Kontrollnummer 33) benutzt wurde, da ich befürchtete, die Hämolymphe könne erhebliche Giftwirkungen auf das Versuchstier ausüben. Die Befürchtung erwies sich jedoch als unrichtig; das Tier erhielt 2 ccm ♀♀-Hämolymphe intravenös (in die Ohrvene) injiziert; die Hämolymphe wurde natürlich stets unverdünnt injiziert. Eine auftretende Blutung an der Einstichstelle kann durch Komprimieren mit dem Fingernagel oder einer Klemme sofort gestillt werden. Nach der Injektion zeigte das Tier nicht die geringste Andeutung einer Krampferscheinung, sondern es begann alsbald wieder zu fressen. — Die Injektionen werden gewöhnlich dreimal vorgenommen mit einer bestimmten Lösungsmenge, die von dem Konzentrationsgrade der Eiweißkörper abhängig ist.

20. November 1911. Zweite Injektion, 3 ccm ♀♀-Hämolymphe subkutan.

24. November 1911. Dritte Injektion, 3,5 ccm ♀♀-Hämolymphe subkutan.

Da drei Injektionen gewöhnlich genügen, um ein hochwertiges Antiserum zu erhalten, wurde zwecks Hochwertigkeitsprüfung des Serums am 28. November die Probeblutentnahme vorgenommen. Es wurden dem Tiere aus der Ohrvene, die nach der Reinigung mit Alkohol und Betupfen mit einem xylolgetränkten Wattebausch, das ein Schwellen der Vene bedingt, angeschnitten wurde, etwa 3 ccm Blut in einem Reagensglas entnommen, das, wie sämtliche zu den Versuchen benutzte Instrumente, sorgfältig sterilisiert worden ist, um Bakterien abzuhalten. Das Reagensglas wird, um ein möglichst schnelles Auspressen des Serums zu erzielen, etwas schräg in den Eisschrank gelegt. Nach dem Abgießen des klaren Serums in ein sauberes, steriles Röhrchen wurde die Wertigkeitsbestimmung nach der Angabe von Uhlenhuth und

Beumer vorgenommen. Man geht dabei folgendermaßen vor: Man stellt sich Verdünnungen der ♀♀-Hämolymphe mit phys. (0,85prozentiger) Kochsalzlösung her, zu deren Nachweis das Antiserum dienen soll, und zwar die Verdünnungen 1 : 1000, 1 : 10 000 und 1 : 20 000. »Für die Titrebestimmung sucht man sich nun vier gleichmäßig dicke und absolut saubere Reagensröhrchen aus, die man ins Reagensglasgestell einhängt. Mit steriler Pipette werden dann in die Röhrchen I, II und III je 1 ccm der klaren Verdünnungen 1 : 1000, 1 : 10 000 und 1 : 20 000 gebracht.« Röhrchen IV wird, da es als Kontrolle dient, mit 1 ccm 0,85% Kochsalzlösung versehen. Dann beschickt man jedes Röhrchen mit je 0,1 ccm Antiserum, das geprüft werden soll und klar sein muß, und »beobachtet die Röhrchen im durchfallenden Lichte, indem man am besten zwischen Lichtquelle und Reagensglas ein schwarzes, schräg nach oben geneigtes Brettchen hält.« »In Röhrchen I muß fast momentan, spätestens nach 1—2 Minuten deutliche Trübung auftreten, nach drei bzw. fünf Minuten hauchartige Trübung beginnen in Röhrchen II bzw. III. Nach fünf Minuten wird die hauchartige Trübung am Boden dickwolkig, schließlich setzt sie sich als Bodensatz ab. Entsprechend den einzelnen Verdünnungen verläuft die Reaktion mehr oder weniger schnell. Röhrchen IV muß absolut klar bleiben.«

Bei unserem Antiserum, dàs absolut klar war, verlief die Prüfung folgendermaßen:

30. November.

Röhrchen I. 1 ccm ♀♀-Hämolymphe, Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm ♀♀-Hämol. Antiserum : klar, Trübung erst 31. XI.

» II. 1 ccm ♀♀-Hämolymphe, Verd. 1: 10 000 + 0,1 ccm ♀♀-Hämol. Antiserum : klar.

» III. 1 ccm ♀♀-Hämolymphe, Verd. 1: 20 000 + 0,1 ccm ♀♀-Hämol. Antiserum : klar.

» IV. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm ♀♀-Hämol. Antiserum : klar.

(Von einer geringeren Verdünnung der Hämolymphe 1 : 100 mußte abgesehen werden, da diese Lösung von selbst wegen der Anwesenheit von Tyrosinase sich trübte.)

Das Resultat zeigt, daß das Serum noch nicht hochwertig ist; es mußte daher noch eine Injektion vorgenommen werden.

2. Dezember. Es sollten 5 ccm ♀♀-Hämolymphe intravenös injiziert werden, aber schon nach 3 ccm traten heftige Krämpfe beim Versuchstier auf; nach wenigen Minuten ging es infolge der Überempfindlichkeit, die häufig bei serobiologischen Versuchen vorkommen kann, ein. Der Sektionsbefund ergab das typische Merkmal der Anaphylaxie, nämlich die stark aufgeblähte Lunge.

Die Versuche wurden bei einem andern Tiere (Kontrollnummer 40) wieder aufgenommen. Um von vornherein Anaphylaxie zu vermeiden, die bei einem schon überempfindlichen Tiere bei zweimaliger intravenöser Injektion eintreten kann, wurden dem Tier am 4. Dezember gleich 7 ccm, diemal ♂♂-Hämolymphe, intravenös injiziert.

Am 11. Dezember. Zweite Injektion, 15 ccm ♂♂-Hämolymphe intraperitoneal.

19. Dezember. Probeblutentnahme:

Röhrchen I. 1 ccm ♂♂-Hämolymphe, Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum : sofortige Trübung; Ausfall nach 1,5′.
» II. 1 ccm ♂♂-Hämolymphe, Verd. 1: 10 000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum : Trübung nach 2′.
» III. 1 ccm ♂♂-Hämolymphe, Verd. 1: 20 000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 4,5′.
» IV.. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; noch nach 2 Tagen.

Die Probe ergibt, daß das Serum zu weiteren Versuchen brauchbar ist.

20. Dezember. Um nun eine größere Menge Antiserum zu erhalten, wurde dem Tier eine größere Menge Blut entnommen. Dies geschieht in der Weise, daß man das Tier auf ein Brett spannt, einen Halsschnitt ausführt und dann eine der beiden Carotiden freipräpariert. Man bindet dann die Arterie an zwei Stellen ab, schneidet in der Mitte durch und darauf den blutzuführenden Teil mit einer Scheere an; das ausspritzende Blut läßt man in einen sterilisierten Erlenmeyerkolben fließen. Hat man eine genügende Menge von etwa 30—50 ccm abgezapft, dann klemmt man die Carotis ab und unterbindet oberhalb der Klemme. Die Enden der Fäden werden sorgfältig weggeschnitten, die Arterie in die Muskelpartien eingebettet und die Haut des Halses zugenäht. Diese Methode ist der totalen Entblutung in die Brusthöhle durch Anschneiden des Herzens insofern vorzuziehen, als das Tier hierbei nicht geopfert zu werden braucht. Mit dem ausgepreßten, im Eisschrank aufbewahrten Serum wurden nun folgende definitive Versuche über die Eiweißkörper der ♂♂- und ♀♀-Hämolymphe angestellt:

9. Januar 1912. Röhrchen kalt und dunkel gehalten.

Röhrchen I. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 20″; wolkiger Ausfall nach 6′.
» II. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 2000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 30″; wolkiger Ausfall nach 6½′.
» III. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 1′; wolkiger Ausfall nach 7′.

Röhrchen IV. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 1½′, wolkiger Ausfall nach 8′.
» V. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 16000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 3′; wolkiger Ausfall nach 12′.
» VI. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 32000 + 0,1ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 4½′; wolkiger Ausfall nach 18′.
» VII. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; auch noch am 10. Januar.
» VIII. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 25″; wolkiger Ausfall nach 7′.
» IX. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 2000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 40″; wolkiger Ausfall nach 8′.
» X. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 1½′; wolkiger Ausfall nach 10′.
» XI. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 3′; wolkiger Ausfall nach 12′.
» XII. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 16000 + 0,1ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 5′; wolkiger Ausfall nach 19′.
» XIII. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 32000 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 7′; wolkiger Ausfall nach 30′.
» XIV. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; auch am 10. Januar.

Der geringe temporäre Unterschied im Verlauf der Reaktion hat absolut nichts zu sagen. Es wurden nochmals in der Zeit vom 19. Februar bis 3. März drei Kaninchen zu gleicher Zeit zum Teil mit ♂♂-, zum Teil mit ♀♀-Hämolymphe injiziert. Ein Tier ergab bald ein hochwertiges Serum, während bei einem andern der Tiere der Versuch wegen Trächtigkeit eingestellt werden mußte. Bei weiteren, mit dem hochwertigen Serum am 3. März angestellten Versuchsserien erhielt ich dieselben Resultate, ja die Zeiten der Reaktionsdauer deckten sich bei ♂ und ♀ oft. Die sämtlichen Versuche lehren aber, daß es mit der Präzipitinmethode nicht möglich ist, trotz hochwertiger Sera einen Unterschied in der Qualität wie Quantität der Eiweißstoffe in der ♂♂- und ♀♀-Hämolymphe festzustellen. Es ist dies aber noch gar keine definitive Entscheidung darüber, daß Artgleichheit zwischen den Eiweißkörpern bei ♂♂ und ♀♀ herrscht. Es sind ja in der Hämolymphe, wie verschiedene Autoren (Cuénot (3), Griffiths (1. 2), Krukenberg u. a.) darlegen, meist mehrere verschiedene Eiweißkörper enthalten. So kann es natürlich vorkommen, daß bei der Präzipitinreaktion spezifische Eiweißsubstanzen, die das eine Geschlecht eventuell besitzt und die dem andern fehlen, durch den Ausfall von Eiweißkörpern, die beiden Geschlechtern gemeinsam sind, verdeckt werden, und das negative Resultat spricht daher noch nicht gegen eine Verschiedenheit in den Eiweißkörpern. Gelänge es, die gemeinsamen Eiweißkörper zu entfernen, so daß nur die spezifischen zurückbleiben, so wäre damit vielleicht eine Möglichkeit zu ihrer Unterscheidung gegeben. Es dürfte bekannt sein, daß es das Wesen sogenannter »Adsorbentien« ist, auch eine große Menge von Eiweißkörpern zu adsorbieren. Solche Adsorptionsmittel sind u. a. Tierkohle und Bolus alba. Je nachdem man die Adsorptionsdauer kürzer oder länger nimmt, werden mehr oder weniger Eiweißkörper adsorbiert. Es konnte dabei vielleicht die Möglichkeit eintreten, daß gerade die spezifischen Eiweißkörper zurückblieben und sich dann serobiologisch unterscheiden ließen. Gang und Ergebnisse dieser Adsorptionsversuche sind folgende:

1. 14. III. 1912. 1 ccm ♀♀-Hämolymphe von *Deil. euphorbiae*-Puppen 1 : 50 verdünnt; Adsorption mit Tierkohle. Probe a) sofort abfiltriert 3^{30}′; Filtrat hat bläulichen Ton.

Röhrchen I. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 50 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall wie 2a. 3a. 4a.

» II. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 500 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 3′.

Probe b) nach einer Stunde 4^{30}′ abfiltriert.

Röhrchen I. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 50 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: bleibt klar; auch am 15. III.

» II. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 500 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: bleibt klar; ebenso 15. III.

2. 1 ccm ♀♀-Hämolymphe von *Deil. euphorbiae*-Puppen 1 : 50 verdünnt; Adsorption mit Bolus alba. Probe a) sofort abfiltriert 3^{35}′; Farbe: gelblich.

Röhrchen I. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 50 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall wie bei 1a. 3a. 4a.

» II. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 500 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: Trübung nach 4′.

Probe b) nach einer Stunde 4^{35}′ abfiltriert.

Röhrchen I. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 50 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; auch am 15. III.

» II. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 500 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; auch am 15. III.

3. 1 ccm ♂♂-Hämolymphe von *Deil. euphorbiae*-Puppen; 1 : 50 verdünnt; Adsorption mit Tierkohle. Probe a) sofort abfiltriert 3^{43}′.

Röhrchen I. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 50 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall wie bei 1a. 2a. 4a.

» II. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 500 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: getrübt.

Probe b) nach einer Stunde $4^{43'}$ abfiltriert.

Röhrchen I. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 50 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; auch am 15. III.

» II. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 500 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; auch am 15. III.

4. 1 ccm ♂♂-Hämolymphe von *Deil. euphorbiae*-Puppen, 1 : 50 verdünnt; Adsorption mit Bolus alba. Probe a) sofort abfiltriert $3^{46'}$.

Röhrchen I. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 50 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall wie bei 1a, 2a, 3a.

» II. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 500 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar (!).

Probe b) nach einer Stunde $4^{46'}$ abfiltriert.

Röhrchen I. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 50 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; auch am 15. III.

» II. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 500 + 0,1 ccm ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; auch am 15. III.

Die Versuche mit Anwendung von Adsorbentien geben also ebenfalls ein negatives Resultat und keinen Aufschluß über eine Verschiedenheit von Eiweißkörpern bei ♂♂ und ♀♀. Das gleiche gilt auch für die Eiweißkörper in Extrakten aus zerriebenen ganzen Puppen, die mit Tierkohle und Bolus alba ausgeschüttelt worden waren.

Das noch vorhandene *euphorbiae*-♂♂-Hämolymphe-Antiserum wurde nun noch zu einer »Verwandtschaftsreaktion« zwischen *Smer. ocellatus*, *Sphinx ligustri* und *Pieris brassicae* benutzt. Bekanntlich geben, wie Uhlenhuth, Friedenthal (1) und andre Serobiologen näher ausführen, identische Blutarten mit demselben Antiserum die gleiche Präzipitinreaktion; durch diese Methode ist es auch gelungen, die nahe Verwandtschaft zwischen Mensch und anthropoiden Affen, Pferd, Esel und Tapir, Fuchs und Hund, Huhn und Taube, einiger Crustaceen usw. zu beweisen; solcher Reaktionen hat Nuttal allein 16 000 in der Tierreihe vorgenommen.

Meine Verwandtschaftsreaktionen zwischen Sphingiden und Rhopaloceren gestalteten sich nun folgendermaßen:

25. III. 1912. 4^{h}. *Smerinthus ocellatus*-Puppen.

Röhrchen I. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» II. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 2000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» III. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum; sof. Trübung; Ausfall.

» IV. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

Röhrchen V. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 16000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall am 26. III. 11^h.

» VI. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 32000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall am 26. III. 11^h.

» VII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» VIII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 2000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» IX. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» X. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» XI. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 16000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall am 26. III. 11^h.

» XII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 32000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall am 26. III. 11^h.

» XIII. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: klar; ebenso am 26. III. 11^h.

Sphinx ligustri-Puppen.

Röhrchen I. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» II. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 2000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» III. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» IV. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» V. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 16000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall am 26. III. 11^h.

» VI. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 32000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall am 26. III. 11^h.

» VII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» VIII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1:2000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» IX. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» X. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall.

» XI. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 16000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall am 26. III. 11^h.

» XII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 32000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; Ausfall am 26. III. 11^h.

Pieris brassicae-Puppen.

Röhrchen I. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol. Antiserum: sof. Trübung; schwacher Ausfall am 26. III.

Röhrchen II. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 2000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: sof. Trübung; schwacher Ausfall am 26. III.
» III. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: sof. Trübung; schwacher Ausfall am 26. III.
» IV. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: sof. Trübung; sehr schwacher Ausfall am 26. III.
» V. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 16000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: klar; ebenso am 26. u. 27. III.
» IV. 1 ccm ♀♀-Hämol., Verd. 1: 32000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: klar; ebenso am 26. u. 27. III.
» VII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: sof. Trübung; schwacher Ausfall am 26. III.
» VIII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 2000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂Hämol.-
Antiserum: sof. Trübung; schwacher Ausfall am 26. III.
» IX. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: sof. Trübung; schwacher Ausfall am 26. III.
» X. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: Trübung; sehr schwacher Ausfall am 26. III.
» XI. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 16000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: klar; ebenso am 26. u. 27. III.
» XII. 1 ccm ♂♂-Hämol., Verd. 1: 32000 + 0,1 ccm euphorbiae ♂♂-Hämol.
Antiserum: klar; ebenso am 26. u. 27. III.

Diese drei Versuchsserien beweisen uns klar und deutlich, daß Sphingiden unter sich ziemlich gleichartig sind, daß aber in ihrer Verwandtschaft mit den Tagfaltern ein kleiner Unterschied vorhanden ist, allerdings von keiner weittragenden Bedeutung; denn mit einander nicht verwandte Tiere zeigen auch hinsichtlich der serobiologischen Reaktion einen starken Unterschied, indem in homologen Extrakten ein Präzipitat auftritt, in nicht verwandten aber nicht.

Nach diesem negativen Ergebnisse mit der Hämolymphe blieb nur noch eine Möglichkeit, eventuell einen Geschlechtsunterschied in den Eiweißkörpern nachzuweisen. W. P. Dunbar (1. 2) versuchte, »auf serobiologischem Wege vielleicht eine Erklärung für die erstaunliche Affinität der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen zu finden, was bisher auf chemischem Wege noch nicht geglückt ist«; er stellte daher Präzipitationsversuche und serologische Versuche mittels Anaphylaxie und der sogenannten Komplementbindungsmethode an Geschlechtszellen von Windblütlern und an solchen von Fischen an. Er verglich sie unter einander und mit homologen Eiweißextrakten andrer Gewebsteile von Pflanzen und Tieren, und gelangte dabei zu dem Resultat, daß »die weiblichen und männlichen Geschlechtszellen der Pflanzen und Tiere sich serobiologisch gegeneinander und auch gegen andre Gewebsbestandteile desselben Organismus wie artfremd verhalten«. Dieses höchst interessante Ergebnis bestärkte daher die Vermutung, daß eventuelle spezifische Eiweißsubstanzen besonders konzentriert sich in den Geschlechtszellen befinden, in hohem Maße. Ich unternahm nun noch derartige Versuche mit Geschlechtsdrüsen von *Deil. euphorbiae*-Puppen, da die schon ziemlich weit entwickelten Tiere es gerade noch gestatteten.

Zu diesen Versuchen wurden zwei Kaninchen (Kontrollnummern 57 und 12) verwendet.

A (Nr. 57) erhielt 4 ccm Hodenextrakt (elf Hoden in NaCl) intravenös am 17. Mai 1912; am 20. Mai 2 ccm (sechs Hoden) intravenös und am 24. Mai 2 ccm (zwölf Hoden) intraperitoneal.

B (Nr. 12) erhielt am 20. Mai 6 ccm (18 Hoden) intravenös, am 24. Mai 2 ccm (zwölf Hoden) intravenös und am 4. Juni 2 ccm (zwölf Hoden) intraperitoneal.

Bei Probeblutentnahme von Nr. 57 am 4. Juni erwies sich das Serum als opaleszierend und noch zu schwach, es wurde aber von einer weiteren Injektion abgesehen, da das Antiserum von Nr. 12 am 8. Juni klar und hochwertig war.

Zu den definitiven Versuchen wurde Hoden- und Ovarialextrakt wie bei der Injektion mit phys. Kochsalzlösung möglichst konzentriert hergestellt und dann entsprechend verdünnt:

12. Juni 1912.

Röhrchen I. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1:1000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: sof. Trübung; Ausfall nach 2′.

» II. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1:2000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: sof. Trübung; Ausfall nach 3½′.

» III. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1:4000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: sof. Trübung; Ausfall nach 7′.

» IV. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1:8000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: sof. Trübung; Ausfall nach 11′.

» V. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1:16 000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: Trübung nach 13′; Ausfall nach 22′.

» VI. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1:32 000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: Trübung nach 20′; Ausfall nach 55′.

» VII. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm Hodenantiserum: klar; ebenso am 13. Juni.

» VIII. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1:1000 + 0,1 ccm Hodenantiserum. Beginn d. Trüb. n. 1½ St. Ausf. am 13. Juni 8^h beobachtet.

» IX. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1:2000 + 0,1 ccm Hodenantiserum. Ausf. am 13. Juni 8^h beobachtet.

Röhrchen X. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: Ausf. am 13. Juni 8^h beobachtet.
» XI. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: Ausf. am 13. Juni 8^h beobachtet:
» XII. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 16 000 + 0,1 ccm Hodenantiserum. Ausf. am 13. Juni 8^h beobachtet.
» XIII. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 32 000 + 0,1ccm Hodenantiserum: Ausf. am 13. Juni 8^h beobachtet.
» XIV. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm Hodenantiserum: klar; ebenso am 13. Juni.

Da nun die Extrakte 1 : 1000 von Hoden wie Ovarien nicht ganz klar waren, wurde der Versuch mit allen Kautelen wiederholt; die Extrakte wurden sorgfältig mehrmals durch gehärtete Filter gegeben, bis die Filtrate durchaus klar und einwandfrei waren. Auch das Serum, das sich zwar schon als klar erwies, wurde der Vorsicht halber zentrifugiert, um darauf zu folgenden Versuchen verwendet zu werden:

14. Juni 1912. $10^{32'}$ mit der Zusetzung des Antiserums begonnen; Röhrchen kalt und dunkel bei 15,5° gehalten.

Röhrchen I. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: sof. Trübung; Ausfall nach 2′.
» II. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1: 2000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: sof. Trübung; Ausfall nach 3′.
» III. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: sof. Trübung; Ausfall nach 7′.
» IV. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: sof. Trübung; Ausfall nach 11′.
» V. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1: 16 000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: Trübung nach 12′; Ausfall nach 32′.
» VI. 1 ccm Hodenextrakt, Verd. 1: 32 000 + 0,1 ccm Hodenantiserum: Trübung nach 24′; Ausfall nach 1 Std.
» VII. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm Hodenantiserum: klar; ebenso am 15. VI. 7^h.
» VIII. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 1000 + 0,1 ccm Hodenantiserum.
» IX. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1:2000 + 0,1 ccm Hodenantiserum.
» X. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 4000 + 0,1 ccm Hodenantiserum.
» XI. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 8000 + 0,1 ccm Hodenantiserum.
» XII. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 16 000 + 0,1 ccm Hodenantiserum.
» XIII. 1 ccm Ovarienextrakt, Verd. 1: 32 000 + 0,1 ccm Hodenantiserum. Nachmittags 6.15′ (14. Juni) sämtliche Röhrchen klar, ohne jede Trübung (!) 7^h 15. Juni. Ausfall in Röhrchen VIII—XIII wie in I—VI.
» XIV. 1 ccm phys. NaCl-Lösung + 0,1 ccm Hodenantiserum: klar; ebenso am 15. Juni.

Die Versuche zeigen, daß in der Ausfallsgeschwindigkeit in Hoden- und Ovarialextrakt ein beträchtlicher Unterschied zu konstatieren ist, jedoch kann dies von Zufälligkeiten irgendwelcher Art abhängen, so daß ich nicht wage, dies als einen Beweis für die Verschiedenheit der Eiweißkörper im Hoden und Ovarium anzusprechen, obgleich UHLENHUTH sagt, daß »die ganze Reaktion, wenn sie als positiv gelten soll, nach 20 Minuten bei Zimmertemperatur abgeschlossen sein muß.«

Aus all den vorläufig negativen serobiologischen Befunden darf aber keineswegs der Schluß gezogen werden, daß tatsächlich kein Unterschied in den Eiweißkörpern der beiden Geschlechter existiert; denn ich glaube mit einer viel einfacheren Methode einen wirklichen Unterschied in den Eiweißkörpern beider Geschlechter und zwar in der Hämolymphe der Insekten gefunden zu haben.

Auf serologischem Wege aber wird man zu feineren Methoden greifen müssen, zur Komplementbindungsmethode und zu Anaphylaxieversuchen, um einen Unterschied in den Eiweißkörpern der Geschlechtszellen zu finden. Daß dies gelingen wird, bin ich völlig überzeugt, und DUNBAR (2) hat bereits derartige Versuche an Geschlechtszellen von *Bombyx mori* in Aussicht gestellt mit den Worten (S. 455): »Außerdem habe ich mit Eiern vom Seidenspinner (*Bombyx mori* L.) eine Seidenspinnerkultur anlegen können, die allem Anscheine nach zum Ziel führen wird.« Er hat sich dabei auch die Aufgabe gestellt zu untersuchen, »wie sich die serobiologischen Reaktionen bei solchen Tieren gestalten, die eine Metamorphose durchmachen.«

IX. Kapitel.

Über Mischreaktionen der Hämolymphe sowie über deren Beschaffenheit und Verwendung im Insektenorganismus.

a. Mischreaktionen.

Um festzustellen, ob sich in der Hämolymphe ein Stoff findet, der beim ♂♂ einen Abbau des Metachlorophylls bewirkt, habe ich, wie schon erwähnt, die Hämolymphe beider Geschlechter mit einander vermischt und konstatiert, daß in vitro eine Entfärbung der ♀♀-Hämolymphe durch die des ♂ nicht stattfindet. Wohl aber machte ich bei dieser Gelegenheit zusammen mit Herrn Dr. STECHE die Wahrnehmung, daß ein merkwürdiger Ausfall in Form schlierenartiger, langer Bänder auftritt in dem Moment, wo zu der grünen ♀♀-Hämolymphe die hellgelbe Hämolymphe des ♂ zugetropft wird. Unter dem Mikroskope bot sich die Erscheinung als streifenförmige Bildungen dar, die zwischen sich eine Menge Leucocyten eingeschlossen hatten. Daß diese Bänder nur Fibringerinnsel sein könnten, wie sie ähnlich bei dem Blute der Vertebraten nach dem Verlassen des Körpers auftreten, wurde schon dadurch widerlegt, daß die Schlierenbildung auch bei solchen Insekten auftritt, die nach den genauen Untersuchungen Cuénots (3) gar kein Fibrin besitzen; dem zweiten Einwande, den ich mir selbst machte, nämlich, daß es sich etwa nur um eine Zusammenballung von Leucocyten handelt, steht die Tatsache entgegen, daß außerhalb der Bänder noch größere Mengen einzelner Leucocyten sich zeigen, die sich ebenfalls hätten zusammenballen können. So bleibt nur die Annahme übrig, daß es sich bei dieser Schlierenbildung um einen Ausfall von Eiweißkörpern handelt, die nur beim Ausfallen die Leucocyten mit sich reißen und so einschließen. Bemerkenswert ist, daß bei dieser Reaktion, wenn man die ♂♂-Hämolymphe langsam zufließen läßt, der Ausfall momentan an der Berührungszone beginnt. Daß dieser Ausfall wirklich eine Folge verschiedener Differenzierung von ♂♂- und ♀♀-Hämolymphe ist, das beweist nach vielen Versuchen an verschiedenen Insekten die Tatsache, daß die Reaktion zwischen gleichartigen Geschlechtern nicht stattfindet.

Folgende Versuche mögen die Behauptung erhärten und weitere Einzelheiten bringen:

4. Juli 1912. 1. Hämolymphe von *Lym. monacha* ♀-Raupe + von *Lym. monacha*-♂-Raupe: sofortige Schlierenbildung.

2. Hämolymphe von zwei *Lym. monacha*-♀♀-Raupen bleibt unverändert, ebenso 3. von zwei *monacha*-♂♂-Raupen. Sämtliche Versuche, die an mehreren Dutzend Raupen wiederholt wurden, ergaben stets die gleichen Resultate.

Auch sind Artunterschiede mit Hilfe dieser Methode sofort bemerkbar. Je weiter entfernt verwandt die Arten untereinander sind, desto schneller erfolgt der Ausfall. So geht z. B. die Schlierenbildung zwischen der Hämolymphe von *Pieris brassicae*-Raupen und *Cimbex femorata*-Larven viel schneller vor sich als zwischen *Pieris brassicae* und *rapae* oder *Phalera bucephala*; bei diesen Artreaktionen erhält man sowohl mit ♂♂ wie mit ♀♀ zweier Species dasselbe Resultat, also:

4. Hämolymphe von *monacha* ♀ Raupe und *Lym. dispar* ♀ Raupe.
5. Hämolymphe von *monacha* ♂ Raupe und *Lym. dispar* ♀ Raupe.

} Ausfall, fast monentan.

6. Hämolymphe von *monacha* ♀ Raupe und *Lym. dispar* ♂ Raupe.
7. Hämolymphe von *monacha* ♂ Raupe und *Lym. dispar* ♂ Raupe.
8. Hämolymphe von *monacha* ♂ Raupe und *Lym. dispar* ♀ oder ♂ Puppe.

Ausfall, fast momentan.

An Lepidopteren[1] wurden noch folgende weitere Versuche angestellt:

22. Juli. *Leucoma salicis,* Hämolymphe von ♂ und ♀ Raupen: momentan starke Schlierenbildung.

25. Juli. *Saturnia pavonia,* Hämolymphe von ♂- und ♀-Raupe (erwachsen): sofortiger klumpenförmiger Ausfall.

26. Juli. *Dicranura vinula,* Hämolymphe von ♂- und ♀-Raupe (nach III. Häutung und erwachsen): momentan entstehende bandförmige Schlieren.

23. August. *Pieris brassicae,* Hämolymphe von ♂- und ♀-Raupe (III. Häutung bis erwachsen): schlierenförmiger Ausfall.

Pieris rapae, Hämolymphe von ♂- und ♀-Raupe (erwachsen): schlierige Bänder. Ebenso verlaufen Artreaktionen zwischen *Pieris brassicae* und *rapae.*

24. August. *Phalera bucephala,* Hämolymphe von ♂- und ♀- Raupe (II. Häutung bis erwachsene Exemplare, im Freien gesammelt): schlierenförmiger Ausfall.

30. August. *Phalera bucephala,* Hämolymphe von ♂- und ♀-Puppe: flockiger Ausfall in 1 Minute.

Dazu sind noch jedesmal Reaktionen zwischen gleichen Geschlechtern vorgenommen worden, wobei nie ein Ausfall konstatiert werden konnte; die Hämolymphen trockneten, falls nicht Oxydation vorhanden war, unverändert in den Uhrschälchen ein.

8. Juli. Von Dipteren standen mir die in Nonnenraupen schmarotzenden Larven von *Musca* (*Tachina*) *bimaculata* Hrt. zur Mischreaktion zur Verfügung. Beim Mischen der Hämolymphen mehrerer Tiere, die nach der Durchstechung der äußerst resistenten Cuticula reichlich ausfließt, trat sofort eine starke, flockige Zusammenballung ein, die bei einzelnen isolierten Hämolymphen selbst nach einigen Minuten nicht stattfand; es trat nur die gewöhnliche Oxydation mit einer rotbraunen Färbung ein. Leider ist es bei diesen Larven wieder

---

[1] Es verhalten sich also beide Geschlechter nach dieser Mischreaktion zu einander wie verschiedene Arten (besser Rassen).

nicht möglich gewesen, das Geschlecht zu bestimmen. Bei der großen Menge der angestellten Versuche ist aber wohl anzunehmen, daß beide Geschlechter zugegen waren.

Ein reiches, aber insofern nicht ganz einwandfreies Material, weil die Hämolymphe an sich schon an der Luft ausflockt, boten die Orthopteren. *Periplaneta* erwies sich als völlig ungeeignet, da man zu wenig Hämolymphe von einem Exemplar erhält.

26. Juli. *Decticus verrucivorus* (Imagines). Die Hämolymphe von ♂ und ♀ isoliert ergab nach $1^1/_2$ Minute klumpige Ausflockungen; bringt man jedoch die Hämolymphen von ♂ und ♀ sofort zusammen, indem man sie gleichzeitig aus den abgeschnittenen Fühlern austropfen läßt, so erfolgt eine augenblickliche bandförmige Schlierenbildung.

29. Juli. *Locusta viridissima* (Imagines); hier gilt das Gleiche wie von *Dect. verrucivorus*; die Schlierenbildung geht beim gleichzeitigen Zusammenbringen der Hämolymphe von ♂ und ♀ rascher vor sich als bei isolierten Hämolymphen; allerdings ist hier die Reaktion nicht so klar als bei *Dect. verrucivorus*.

29. Juli. Eine kleinere Locustide, *Platycleis grisea* verhielt sich wie Locusta.

Exemplare von *Stenobothrus* ergaben zu wenig Hämolymphe, um Versuche anstellen zu können.

30. Juli. Durchaus positiv und einwandfrei ist die Mischreaktion in Form von Schlierenbildung bei ♂♂- und ♀♀-Larven der Feldgrille (*Liogryllus campestris*), deren isolierte Hämolymphen an sich unverändert persistieren, ohne eine Spur von Ausfall zu zeigen.

Von Coleopteren erhielt ich am 29. Juli beim Mischen der ♂- und ♀-Hämolymphe von Imagines des Puppenräubers (*Calosoma sycophanta*) eine momentane Schlierenbildung. Hämolymphe zweier ♀♀ gemischt zeigte nach 6 Minuten die übliche Oxydation, aber keinen Ausfall. Die Larven desselben Käfers ließen sich jedoch nicht zu einem Versuche benutzen, da ihre farblose Hämolymphe an der Luft sofort zu einer Gallerte koaguliert.

7. August. Ganz einwandfrei und positiv verliefen endlich die Mischreaktionen bei den Hämolymphen der Larven der Hymenopteren *Cimbex femorata* und *Arge rosae*, bei denen binnen wenigen Sekunden sich die Schlierenbildung vollzieht; ebenso waren Artreaktionen positiver Natur.

Aus sämtlichen angeführten Versuchen, soweit sie als vollkommen einwandfrei zu bezeichnen sind, resultiert die Tatsache, daß die Hämolymphe der Weibchen aus den verschiedensten Insektengruppen beim Zusammenbringen mit männlicher Hämolymphe einen schlieren- oder klumpenförmigen Ausfall von Eiweißstoffen erzeugt et vice versa; dies deutet darauf hin, daß man hierbei einen Beweis für den sexuellen Unterschied von Eiweißkörpern in männlicher und weiblicher Hämolymphe vor sich hat. Dieser ist somit nicht nur einwandfrei für die pflanzenfressenden Formen festgestellt, die den Unterschied schon in dem sexuellen Farbunterschied der Hämolymphe andeuten, sondern auch für diejenigen Insekten, deren Hämolymphe bei beiden Geschlechtern gleichfarbig erscheint. Diese Tatsachen lassen nun auch den stundenlangen Starrkrampf der Raupen nach der Injektion andersgeschlechtlichen Blutes als leicht verständlich erscheinen.

b. Beschaffenheit und Verwendung der Hämolymphe bei Insekten.

Das Blut der Insekten setzt sich nach einer Analyse von GRIFFITHS (1. 2) zusammen aus etwa 87—88% Wasser, 11,5% körperlichen im Blute flottierenden Gebilden, 7—8% Eiweißsubstanz und 3—4% Salzen. Dieser nicht allzu große Reichtum an Eiweißstoffen bringt es auch mit sich, daß »das Blut leichter als bei den Wirbeltieren durch Aufnahme von Flüssigkeit ersetzt werden kann, daher sind hier die Blutverluste — wie ja einige meiner Beobachtungen bestätigen — weniger verderblich und der Schutz vor solchen durch Gerinnungssubstanzen wie Fibrinogen weniger wichtig.« Gleichwohl finden wir, wenn auch nicht bei allen, wie CUÉNOT (3) zeigt, so doch bei einer großen Anzahl Gerinnbarkeit an der Luft vor. Diesen Umstand haben denn auch KOPEĆ (3) und ich benutzt, um bei Kastration hervorgerufene Wunden dank der Fähigkeit der Gerinnung der Hämolymphe zu schließen.

Vielen Hämolymphen ist auch die schon besprochene Schwärzung an der Luft durch das Vorhandensein des Fermentes Tyrosinase eigen. Dieser Oxydationsvorgang tritt manchmal schon in frühen Stadien ein, oft aber auch erst bei erwachsenen Raupen und Puppen; er kann sich bei der einen Art zeigen und bei der nächst verwandten Form völlig fehlen.

Das größte Blutquantum besitzen immer die Larven und die frischen Puppen; mit deren fortschreitender Entwicklung nimmt die Hämolymphe immer mehr und mehr ab, um ihr Minimum in der Imago zu erreichen. Bei den Imagines hält es daher manchmal sehr schwer, auch nur ein Tröpfchen Hämolymphe dem Tiere auszupressen, so z. B. bei *Periplaneta*, *Rhizotrogus*, *Stenobothrus*. Sehr große Mengen Hämolymphe habe ich besonders bei den Wolfsmilchschwärmerpuppen und den Raupen des Gabelschwanzes erhalten, während gleichgroße Exemplare andrer Species weit weniger hergaben.

Bald begegnet man einer sehr dünnflüssigen Hämolymphe wie bei den meisten Raupen und den Larven von *Cimbex*, bald einer äußerst zähflüssigen, wie bei *Cetonia*larven, deren Blut direkt Faden zieht. Zum Teil gerinnt die Hämolymphe an der Luft zu einer Gallerte, so bei *Dicranura vinula* und den Larven des Puppenräubers.

Auch die Menge der körperlichen Gebilde in der Hämolymphe, der Leucocyten, ist in der Reihe der Insekten starken Schwankungen unterworfen. Daß die Zahl der Blutkörperchen selbst bei Exemplaren derselben Species verschieden ist, erhellt aus einer Bemerkung von LANDOIS, in der er sagt: »Die Durchschnittszahl der Blutzellen läßt sich schon deswegen nicht gut angeben, weil es einige Larven gibt, welche verhältnismäßig drei- bis viermal soviel Blutzellen enthalten als andre derselben Ornung.« Daß auch die Größe der Blutkörperchen im Verhältnis zu denen der Wirbeltiere enorm ist, hat derselbe Autor schon erkannt; sie haben nach ihm »einen Durchmesser bis 0,015 mm.« Jedoch »steht die Größe nicht immer im gleichen Verhältnis zur Körpergröße der Insekten. Große Insekten haben oft kleine Blutkörperchen, wie z. B. die Raupe des Weidenbohrers, deren Blutkörperchen die des Menschen nur ein wenig an Größe übertreffen; dahingegen trifft man in kleineren Insekten oft große Blutzellen an. In ein und demselben Individuum aber ist die Größe derselben keinen erheblichen Schwankungen unterworfen.«

Über die Reaktion des Blutes ist zu sagen, daß sie bereits POULTON (1) geprüft hat. Er sagt darüber (S. 294): »The blood of all larvae and pupae examined (of all colours) was acid to litmuspaper, turning it distinctly reddish with the exception of *E. punctaria*, which seemed to be neutral (although only one specimen was examined).« Gerade entgegengesetzter Meinung ist LANDOIS, welcher behauptet, daß »das Insektenblut in frischem Zustande alkalisch reagiert. Ich habe dies nachgeprüft bei verschiedenen Species, und zwar mit Hilfe von Phenolphtalein als Indikator, das bekanntlich äußerst geringe Spuren von Alkali anzuzeigen vermag, und stets habe ich die Beobachtung gemacht, daß die Hämolymphe von ♂♂- wie ♀♀-Raupen und Puppen nicht alkalisch reagiert. Ob POULTONS Behauptung richtig ist, bedarf noch einer Nachprüfung. Ich möchte hier noch anfügen, daß die Hämolymphe von Raupen wie Puppen einen äußerst bitteren Geschmack hat.

Was endlich noch die Bedeutung der Hämolymphe im Insektenorganismus und seine Verwendung anbelangt, so möchte ich zunächst hervorheben, daß sie vor allem den Insektenkörper straff erhält. Der Innendruck, den die Hämolymphe verursacht, muß oft ganz enorm groß sein. Es gibt Raupen, Blattwespen- und Käferlarven, bei denen beim Anstechen die Hämolymphe 20—25 cm weit ausspritzt. Einen besonders hohen Blutdruck besitzen nach meinen Beobachtungen vor allem die Raupen mit glatter Haut, also besonders die Sphingidenraupen; genau dasselbe gilt aber auch von vielen Puppen.

Eine große physiologische Bedeutung aber scheint die Hämolymphe im Vergleich mit dem Blute der Wirbeltiere nicht zu besitzen; vor allem besitzt sie keine respiratorische Funktion, denn man hat keine Stoffe darin gefunden, die eine solche Aufgabe auch nur andeuten, während solche Stoffe bei Krebsen und Spinnen schon häufiger sind. »Diese Tatsache wird uns auch verständlich«, sagt R. Hesse, »wenn wir bedenken, daß hier bei den Insekten dem Blute eine respiratorische Aufgabe gar nicht oder doch nur in geringem Maße zukommt. Die Sauerstoffversorgung des Organismus geschieht ja durch die Tracheen in der Weise, daß der Sauerstoff direkt an die Verbrauchsstellen, in die Organe hinein geleitet wird, ohne daß dabei das Blut als Transportmittel in Anspruch genommen wird; diesem fällt nur die Ernährung und Exkretion zu.« Ich möchte hier hinzufügen, es dient auch noch zu Zwecken der Verteidigung und Abschreckung und mechanischen Zwecken. So berichtet Urech, daß das Blut bei der eben geschlüpften Imago in die »noch lampichten Flügel hineinströmt« und dort allmählich erstarrt. — Über den Turgor, den auch Poulton (1) bemerkt hat, habe ich bereits berichtet, so daß mir nur noch obliegt, einige Notizen über Insektenblut als Verteidigungs- und Abschreckmittel anzuführen. Man hat besonders bei einigen Käfern beobachtet, daß an den verschiedensten Körperstellen Flüssigkeitstropfen ausgepreßt werden, die sich als mit dem Blute identisch erwiesen. Das Austreten des Blutes hängt ganz von der Willkür der Tiere ab, die es jedesmal tun, wenn sie einen Feind in der Nähe glauben. Häufig sind dann noch dem Blute widerlich riechende oder schmeckende Drüsensekrete beigemengt, die ein außerordentlich wirksames Abschreckmittel sind. So beschreiben Cuénot (4) und Lutz diese Wahrnehmung des Blutaustrittes aus dem Insektenkörper bei Chrysomeliden und Coccinelliden. Während aber

Cuénot meint, daß es »besondere Öffnungen zum Auslaß des Blutes nicht gibt, sondern vielmehr die Haut an Punkten geringen Widerstandes gegen den erhöhten Blutdruck zerreißt, sich nachher aber durch ein Gerinnsel wieder schließt«, hat Lutz in klarer Weise an Coccinelliden dargetan, daß hier »das Blut aus den Beinen nicht durch Ruptur, sondern durch eine Spalte in der äußeren der beiden die Sehne des Extensors der Tibia umgebenden Gelenkhäute hervortritt.« »Das Bluten erfolgt willkürlich bei starker Kontraktion des Abdomens und des Flexors der Tibia; es dient zur Verteidigung, da es auf insektenfressende Tiere (Eidechsen usw.) höchst abstoßend wirkt.« Oft werden ja noch Stoffe in die Hämolymphe bei ihrem Austritt aus dem Körper abgegeben, wie z. B. Cantharidin bei Vesicantiern, welche die Tiere völlig ungenießbar machen. Daß auch gelegentlich »Blut aus dem After abgesondert wird«, zeigt Porter an einigen Coccinelliden, Chrysomeliden und Carabiden. Auch eine Orthoptere, *Ephippigera Brunneri* läßt nach Cuénot (5) »willkürlich als Schutz vor Eidechsen aus dem Pronotum am Grunde jedes Oberflügels durch eine ganz dünne Stelle der Haut Blut austreten, das sehr bitter schmeckt.« — Auch Vosseler berichtet über einige Fälle des Blutspritzens bei Orthopteren; im besonderen schildert er den Blutspritzapparat von *Eugaster guyoni* Serv., der »geradezu eine wandelnde Blutspritzbatterie bildet.« (S. 58) Endlich sei noch ein Fall unter Lepidopteren erwähnt, der unseren Bären (*Arctia caja*) betrifft. Dampf erwähnt gelegentlich der Beschreibung der bekannten Trutzstellung dieses Tieres, daß gleichzeitig bei dieser Stellung links und rechts am Thorax »ein gelber (!) Tropfen hervortritt und ziemlich weit wegspritzt. Ist der Druck nicht zu stark, so wird diese Feuchtigkeit nicht verspritzt, sondern nach einiger Zeit wieder eingezogen. Das Spritzen geschieht ohnedies nur höchstens zweimal, weil der Saft sich nicht in hinreichender Menge wiedererzeugt, um es öfter wiederholen zu können.« Dampf meint nun, daß diese Tropfen Drüsenprodukte seien. Er findet, daß »beim Zusammendrücken der Brust bei vielen Schmetterlingen gelbliche Tropfen am Hals austreten« und er folgert hieraus, daß »diese Drüsen eine größere Verbreitung haben mögen«; gleichzeitig fügt er aber hinzu, daß »über Bau und Funktion der sekretsezernierenden Drüsen (falls solche vorhanden sind) bisher keine nähere Untersuchung vorliegt.« Mir scheint jedoch, daß diese Tropfen auch hier weiter nichts sind als aus dem Körper ausgesonderte Hämolymphe; besonders die gelbe Farbe, die, wie oben ausführlich beschrieben, der Hämolymphe vieler Imagines eigen ist, und ferner das eventuelle Wiedereinziehen der Tropfen, bestärken mich in meiner Annahme. Es würde vielleicht nicht ganz unangebracht sein, hierüber eine Untersuchung auszuführen.

Was zum Schluß noch die in der Hämolymphe vorhandenen Pigmente betrifft, vor allem das Metachlorophyll pflanzenfressender ♀♀-Larven und Puppen, so glaube ich, selbst im Hinblick auf die Resultate der Gräfin v. LINDEN über die Assimilationsfähigkeit von Schmetterlingspuppen, POULTONS (1) Behauptung akzeptieren zu können. Vor allem spräche ja schon der Lichtmangel nicht gerade für eine assimilatorische Tätigkeit des grünen Hämolymphefarbstoffs, ferner würde dann nicht der Abbau des Chlorophylls beim Männchen verständlich sein und dann ist es wohl sehr unwahrscheinlich, daß ein modifiziertes und dazu noch gelöstes Chlorophyll zu assimilieren imstande ist. So sagt denn POULTON (1) wohl ganz mit Recht (S. 293): »It seems quite certain that the derived pigments of the blood and tissues are only protective, and play no further part in the physiology of these organism.«

X. Kapitel.

Theoretische Schlußfolgerungen.

Aus den in den vorstehenden Kapiteln dargelegten Befunden folgt mit vollständiger Klarheit, daß bei den Insekten auch Körperteile, welche man bislang für sexuell völlig indifferent hielt, geschlechtlich differenziert sind. Diese Tatsache ist von Bedeutung für die allgemeine Auffassung der sekundären Geschlechtscharaktere. Die bisher bekannten äußerst zahlreichen sogenannten »sekundären« Geschlechtscharaktere stehen alle in mehr oder weniger direkter Beziehung zu dem Geschlechtsleben der Tiere, sei es, daß es sich um Sinnesorgane zum Aufsuchen der Geschlechter, um Waffen der Männchen, um verschiedene Färbung, Größenunterschiede oder ähnliches handelt. Hier haben wir dagegen ein Organsystem, bei dem eine derartige Zweckmäßigkeitsbeziehung nicht besteht, und es läßt daher die nachgewiesene Differenzierung auf eine tiefere Ursache dieser Geschlechtsunterschiede schließen.

Daß eine solche Differenzierung der Darmzellen einen durchgreifenden Einfluß auf die gesamte Zusammensetzung des Organismus haben muß, dafür sprechen zahlreiche Ergebnisse der physiologischen Chemie aus der letzten Zeit, und speziell durch die Arbeiten von ABDERHALDEN (1. 2) und seinen Schülern ist man nachdrücklich auf diese Tatsachen hingewiesen worden. Es hat sich bei ihnen für den Wirbeltierorganismus ergeben, daß die Darmzellen nicht nur die eingeführten

Nahrungsstoffe weitgehend abbauen, sondern auch Synthesen ausführen, so daß sie nur ganz bestimmt zusammengesetzte Stoffgruppen in den Organismus übergehen lassen. Es wird also durch die Darmzellen dem Organismus ein ganz spezifisch zusammengesetztes Baumaterial für weitere Verarbeitung geliefert. In erster Linie treten die im Darm aufgenommenen Stoffe ins Blut über, und es ist daher nicht weiter verwunderlich, daß wir Hand in Hand mit der Differenzierung der Darmzellen bei den Insekten auch eine chemische Differenz in der Hämolymphe finden. Da nun aus der spezifisch zusammengesetzten Hämolymphe wiederum alle einzelnen Organe die Bestandteile für ihren Aufbau entnehmen, so kann man mit großer Wahrscheinlichkeit schließen, daß auch in diesen sich charakteristische chemische Differenzen finden. Es ergibt sich also aus diesen Überlegungen, daß bei den Insekten das gesamte Soma eine sexuelle Differenzierung aufweisen muß, die von primären Unterschieden im Stoffwechsel abhängig ist.

Aus dieser Tatsache ergeben sich nun eine Anzahl Schlußfolgerungen, welche für Probleme, die in der letzten Zeit verschiedentlich behandelt worden sind, von Bedeutung sind. Von diesem Gesichtspunkte aus bekommt die Frage nach der Beziehung der sogenannten sekundären Geschlechtscharaktere zu den primären eine neue Bedeutung.

Bekanntlich war man bis vor wenigen Jahren allgemein der Ansicht, daß die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale von irgendwelchen Funktionen der primären Geschlechtsdrüsen abhängig sei, sei es nun, daß es sich um nervöse Einflüsse handle, oder daß an das Blut spezifische Stoffe abgegeben würden, welche die Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere bedingt. Besonders die letzte Auffassung, die sogenannte »Hormonentheorie« hatte allgemein verbreitete Geltung. Sie stützt sich speziell auf die Befunde an Wirbeltieren, an denen vielfach Kastrationsversuche vorgenommen und deren Folgen genau beobachtet worden sind. Die bekanntesten sind die am menschlichen Manne. (TANDLER und GROSZ; KAMMERER (1.) [Zusammenstellung aller Befunde]; BUSCHAN u. a.). Die Kastraten zeigen einen starken Fettansatz, »die Entwicklung der Haare auf der Brust, in den Achselhöhlen und an den Schamteilen bleibt entweder gänzlich aus oder wird nur spärlich, der Bart fehlt vollständig« (BUSCHAN, S. 246). Besonders auffallend ist die hohe Stimme der Kastraten. Der Knochenbau ferner ist ganz eigentümlich; »das Knochenwachstum hält hier länger an, weil die Verknöcherung der Knorpelschicht, besonders der Epiphysenscheiben, länger auf sich warten läßt als bei nichtkastrierten

Individuen. Die Röhrenknochen erfahren daher ein äußergewöhnliches Wachstum, vor allem die der Hinterextremitäten. Daher erscheinen die Eunuchen immer besonders groß; im besonderen sind ihre Beine von ungewöhnlicher Länge. Das gilt auch für weibliche Wesen« (Buschan, S. 247). »Die Veränderungen der Muskulatur bestehen allgemein in Schwächung und Verzärtelung.« Das Becken scheint allmählich den Habitus des andern Geschlechtes anzunehmen. Die Thymusdrüse, »welche bekanntlich nach der Pubertät verschwindet, persistiert beim Eunuchen länger als normal« (Kammerer, [1.] S. 77). Die Hypophyse zeigt eine deutliche Vergrößerung, und nicht zum mindesten »verrät endlich auch der Schädel deutliche Kastrationsfolgen« (Kammerer, [1.] S. 78). Trotzdem bei Kastraten »der Schluß der Schädelnähte verspätet eintritt, und deshalb ein Weiterwachsen des Schädels möglich wäre, ist merkwürdigerweise gerade das Gegenteil hiervon der Fall«. »Der Kastratenschädel erscheint nicht nur klein im Verhältnis zur übernormalen Rumpf- und Extremitätenlänge, sondern er ist es auch absolut« (Kammerer, [1.] S. 78). Über psychische Fähigkeiten läßt sich nichts Genaues sagen, da das gesammelte Material recht widersprechende Tatsachen enthält. — Vom kastrierten weiblichen Geschlecht gilt Ähnliches, d. h. es zeigt sich ein deutlicher Ausschlag nach dem männlichen Geschlecht hin. Ganz analog sind nun auch die Beobachtungen, die kastrierte Wirbeltiere betreffen. Gerade die Tatsache, daß durch Kastration Fettansatz stark begünstigt wird, hat man bei den verschiedensten Haustieren (Ochsen, Hammel, Kapaune) zu Nutzungszwecken ausgebeutet und andrerseits, um für die Feldarbeit willigere Tiere zu erlangen. Ist doch kein Gegensatz schroffer als »der zwischen dem geduldigen, faulen und feigen Ochsen und dem Stier, der nicht weiß, was Furcht ist« (Kammerer, [1.] S. 92). — Auch bei andern Wirbeltiergruppen sind die Kastrationsfolgen äußerst markant. Um aus der großen Fülle des Tatsachenmateriales nur einige Beispiele anzuführen, so sei erwähnt, daß bei Kastration und Ovariotomie (Versuche von Richon und Jandelize (1. 2) an Kaninchen) »die äußeren Geschlechtsteile nicht zur vollen Entwicklung gelangen, sondern vielmehr im infantilen Zustande beharren.« Ferner dürfte bekannt sein, daß »Kamm und Lappen bei kastrierten Hähnen in der Entwicklung zurückbleiben und schließlich kleiner werden als bei Hennen« (nach Sellheim; Buschan, S. 246). Ein andres, oft zitiertes Beispiel ist das, daß »bei Fortnahme der Hoden bei jungen geweihtragenden Tieren weder Geweihe noch Stirnzapfen sich entwickeln« (Buschan, S. 247). Ein letztes, hier zu erwähnendes Beispiel betrifft kastrierte Enten der

Gattung *Anas*. An ihnen gelangte GOODALE zu dem Resultate, daß »die kastrierten Männchen ihre sekundären Sexualcharaktere beibehalten, aber die Sommertracht nicht anlegen, während die Weibchen den Männchen allmählich ähnlich werden.«

All diese Tatsachen an Vertebraten haben nun den exakten Beweis erbracht, daß es »einen formativen Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sogenannten sekundären Sexualcharakteren« gibt (HERBST, S. 74). Man hat nun festzustellen versucht, welcher Art der Einfluß der Gonaden auf die Sexualmerkmale ist. Es hat sich einwandfrei zeigen lassen — und trotz eifriger Gegner mehren sich die stützkräftigen Beweise von Tag zu Tag —, daß von den Geschlechtsdrüsen Stoffe ins Blut abgegeben werden, die zugleich unter Mitwirkung nervöser Bahnen auf die sekundären Geschlechtsmerkmale Einflüsse geltend machen. STARLING hat diese den Gonaden entstammenden Stoffe »Hormone« genannt; die Theorie der sogenannten »inneren Sekretion« der Gonaden haben dann BROWN-SÉQUARD und besonders CUNNINGHAM begründet und gut ausgebaut. Zwei Forscher, ANCEL (1. 2) und BOUIN (1. 2. 3), haben sogar feststellen können, daß es im männlichen Geschlecht die »interstitiellen Zellen« des Hodengewebes sind, die für eine innere Sekretion verantwortlich zu machen sind. LOISEL (1. 2. 3) ferner konstatiert an verschiedenen männlichen Vögeln und Säugern ebenfalls eine deutliche innere Sekretion, die, wie er an *Fondia madagascarensis* zeigt, unmittelbar vor der Brunst stattfindet. »Das Sekret, ein Umwandlungsprodukt des Fettes, verteilt sich im Körper und beeinflußt die Farbe des Körperfettes und der Federn.« Ganze bestimmte Zellkomplexe der Gonade, wie ANCEL und BOUIN wollen, für diese innere Sekretion verantwortlich zu machen, möchte er nicht behaupten, da die interstitiellen Zellen bei Tieren fehlen, die wohlausgeprägte sekundäre Geschlechtscharaktere aufweisen, und umgekehrt bei solchen Formen vorhanden sind, denen sekundäre Sexualmerkmale fehlen (z. B. bei *Cavia*, *Lepus*, *Canis*). Daß anderseits aber »das Hodensekret nur durch Vermittlung der zentrifugalen Nerven« z. B. auf die Brunstorgane (Daumenschwielen) des männlichen Frosches wirken kann, dafür hat NUSSBAUM (2) an *Rana fusca* einen Beweis zu bringen versucht. Wenn er normalen ♂♂ den Nervus radialis einer Seite oder »den zur Daumenschwiele ziehenden Anteil des Nervus ulnaris einer Seite« durchschnitt, so war nach Verlauf einiger Zeit ein ganz merklicher Rückgang der Drüsenschicht der Daumenschwiele zu verzeichnen, jedoch kann dies auch einfach nur eine Folge der Nervenlähmung sein.

Im Gegensatz zu diesen Auffassungen stehen die Resultate, welche bei Insekten durch Kastration experimentell gewonnen worden sind. Die ersten Kastrationsversuche unternahm, angeregt durch die großartigen Resultate an Wirbeltieren OUDEMANS (1. 2) und zwar am Schwammspinner (*Lymantria dispar* L.). Seine Versuche führten ihn zu dem Endergebnis: »Kastration hat keinen Einfluß, weder auf das Äußere der Tiere, d. h. auf die sekundären Geschlechtsmerkmale, noch auf ihre Handlungen, dieses letztere in dem Sinne, daß Kopulation stattfand, auch wenn Spermatozoiden fehlten, und daß die Wolle des Hinterleibes abgesetzt wurde, auch wenn Eier nicht vorhanden waren.«

Zu einem ganz ähnlichen Schluß gelangt VERNON L. KELLOGG (1), dessen Experimente sich auf den Seidenspinner (*Bombyx mori* L.) beziehen. Er sagt (S. 605): »The experiments prove that the destruction of the primary reproductive organs (ovaries or testes) before the secondary sexual characters are developed has no effect on the normal course of development of these characteristics.«

MEISENHEIMER (1—6) war es dann, der in großzügiger Weise dem Problem der Abhängigkeit der »sekundären« Sexualcharaktere von den primären Geschlechtsorganen zu Leibe ging und uns seine Erfolge in seinem »ersten Beitrag experimenteller Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung (5)« vorgelegt hat. Schon auf frühzeitigen Raupenstadien von *Lymantria dispar* L. hat er seine Kastrationsversuche vorgenommen und auf späteren Stadien auch Transplantationen von Gonaden entgegengesetzten Geschlechtes. Als Fazit aus allen Versuchen ergab sich (S. 135), »daß in dem Verlaufe der Ontogenie von irgendwelcher Beeinflussung der »sekundären« Geschlechtscharaktere durch die primären Geschlechtsdrüsen keinerlei Anzeichen anzutreffen sind, und zwar hat dieser Schluß nicht nur für die somatischen, sondern auch für die psychischen Eigenschaften Geltung. Dieselben gelangen zur Ausbildung in einer Form, wie sie zu irgend einem frühzeitigen Zeitpunkt in der Keimzelle bestimmt worden sind; weder das Fehlen der homologen noch die Gegenwart der entgegengesetzten Geschlechtsdrüse hatte auf die Ausgestaltung dieser fixierten Entwicklungstentenz irgend welchen Einfluß. Ja, diese Entwicklungstendenz erscheint so übermächtig, daß selbst regenerierende sekundäre Sexualcharaktere bei ihrem Regenerationsprozeß durch das Fehlen der homologen oder die Gegenwart der entgegengesetzten Geschlechtsdrüse nicht darin gehemmt wurden, das ursprüngliche Geschlecht der exstirpierten Anlage vollwertig von neuem zur Ausbildung zu bringen. Letzteres konnte überzeugend an der Regeneration herausgeschnittener Flügelanlagen dargetan werden.«

Kopeć (1—3), der fast zu gleicher Zeit mit Meisenheimer nicht nur an *Lymantria dispar*, sondern auch an andern Spinnern und Schmetterlingen andrer Gruppen Kastrations-, Transplantations- und Bluttransfusionsversuche sowie Injektionen von Gonadenbrei vornahm, gelangt ebenfalls zu dem Ergebnis, daß alle solchen Versuche auf die Entwicklung der dem betreffenden Geschlecht eigentümlichen »sekundären« Merkmale nicht den geringsten Einfluß zeigen. »Mithin können wir,« so schließt er (3) (S. 101), »die Herausdifferenzierung sekundärer Geschlechtscharaktere bei den Gliederfüßlern als von der Entwicklung der Gonaden unabhängig betrachten.«

Nach Kastrationsversuchen an Feldgrillen stellt Regen (2) objektiv fest, daß die »sekundären« Geschlechtsmerkmale unbeeinflußt von den Gonaden sich typisch entwickeln, ebenso die psychischen Fähigkeiten.

Nach der Notiz von Goldschmidt (1) in seinem Lehrbuch (S. 193) ist endlich zu ersehen, daß »Hegner die Geschlechtsdrüse bereits in ihrer Embryonalanlage — die Insekten haben eine typische Keimbahn — zerstörte, ohne daß dadurch eine Beeinflussung der »sekundären« Geschlechtscharaktere eintrat.«

Dieser scheinbar prinzipielle Unterschied zwischen Vertebraten und Insekten findet nun vielleicht eine Erklärung, wenn man die Differenzierung des gesamten Stoffwechsels heranzieht. Der Einfluß der von den Geschlechtsdrüsen abgegebenen Hormone muß ja in seiner Wirksamkeit davon abhängig sein, inwieweit die einzelnen Organe noch nach männlicher oder weiblicher Richtung hin bestimmbar sind. Man kann nun wohl annehmen, daß diese allgemeine Differenzierung in den verschiedenen Gruppen des Tierreichs einen verschieden hohen Grad erreicht hat. »Dieser Grad dürfte etwa parallel gehen zur Neigung zum normalen Hermaphroditismus bzw. zur strengen Durchführung der Bisexualität.« Wo also wie bei der Mehrzahl der Mollusken und der Würmer normalerweise Zwittrigkeit herrscht, ist die allgemeine sexuelle Körperdifferenzierung, wenn überhaupt, so nur sehr schwach vorhanden. Insekten und Formen andrer Tiergruppen, bei denen normaler Hermaphroditismus zu den seltenen Ausnahmen gehört — unter Insekten ist mir nur das von Assmuth beschriebene Dipteron *Termithoxenia assmuthi* Wasm. als normaler Zwitter bekannt geworden — können dagegen einen äußerst hohen Grad sexueller Körperdifferenzierung besitzen. Wenn also in der Welt der Insekten »die somatischen Sexualcharaktere von den Keimdrüsen unabhängig sind« und das ganze Soma, wie man sich ausdrückt, »sex-limited« ist, dann lassen sich wohl ohne weiteres die negativen Resultate der Kastration und Transplantation verstehen.

Meisenheimer (5) ist auf Grund seiner Versuchsergebnisse zu einer anderen Schlußfolgerung gelangt. Auf Grund seiner Befunde, die keinen Einfluß der Gonaden auf die »sekundären« Sexualcharaktere der Insekten gezeitigt haben, glaubt er sich berechtigt, gegen die Theorie der inneren Sekretion energisch Front zu machen. Mit aller Entschiedenheit spricht er sich gegen die Lehre von den Hormonen aus, indem er vor allem als Beweis die Ovarialtransplantationen ins Feld führt. Er sagt unter anderm (S. 139): »Eine innere Sekretion hätte in ihrer Wirkung sich hier um so stärker äußern müssen, als die zu beeinflussenden sekundären Geschlechtscharaktere zur Zeit der Übertragung kaum in ihrer ersten embryonalen Anlage nachweisbar sind. Dieselben müssen also ihre gesamte Differenzierung unter unablässiger Berührung mit den von der fremden Geschlechtsdrüse ausgehenden Stoffen durchmachen, und wären unter den letzteren irgend welche Sekrete, wie sie von einer inneren Sekretion gefordert werden, vorhanden gewesen, so hätten dieselben bei reichlich gebotener Zeit und Gelegenheit ein positives Anzeichen ihrer Tätigkeit hinterlassen müssen. In Wirklichkeit ist keine Spur einer Beeinflussung des ursprünglichen Geschlechts der sekundären Sexualcharaktere nachweisbar.« Meisenheimer spricht daher die Vermutung aus, daß die Tatsachen, die (besonders bei Wirbeltieren) für die Hormonentheorie sprichen, vielmehr auf »Stoffwechselstörungen infolge fehlender Geschlechtsdrüsen« zurückzuführen seien. Meisenheimer (7. 8) entschloß sich nun, auch die Erfolge an Wirbeltieren einer genaueren Revision zu unterziehen. In einem zweiten Beitrag, der die Abhängigkeit eines Brunstcharakters der männlichen Frösche, nämlich der Daumenschwielen und ihrer Drüsen, von den Gonaden erörtert, gelangt er zu dem Resultat, daß die Ausbildung dieses spezifischen Sexualcharakters der Männchen nicht nur durch injizierte Hodensubstanz, sondern auch durch die andersgeschlechtliche Ovarialsubstanz hervorgebracht werden kann. Er hält daher an seiner »Herabsetzung (bei Kastration) bzw. Erhöhung (bei Transplantation, wobei homologe wie andergeschlechtliche Gonadensubstanz die gleiche Wirkung erzielt) des Stoffwechsels« fest. Den Gonaden aber schreibt er keine spezifisch sekretorische Wirkung im Sinne der Hormonentheorie zu, sondern nur einen trophischen Reiz. Seine Ergebnisse gipfeln in den Worten (8) (S. 27): »Ich kann also in den von den Geschlechtsdrüsen durch innere Sekretion abgegebenen Stoffen nicht etwa spezifische, entwicklungsauslösende oder formerhaltende Reizmittel für die spezifischen Organe des zugehörigen Geschlechts erkennen, sondern vielmehr nur Stoffe, die zu dem allgemeinen Haushalt des Körpers, zur normalen Entfaltung aller seiner Teile nötig sind.« — Auch Kammerer (1) glaubt für das Vererbungsproblem sehr viel gewonnen zu haben, wenn er den spezifischen Einfluß einer inneren Sekretion der Gonaden prinzipiell ausschaltet und diesen nur eine trophische Reizwirkung auf schon präformierte Anlagen zuschreibt. — Kopeć (3) geht, indem er die Ergebnisse an kastrierten Wirbeltieren heranzieht, in der Beurteilung der Tatsache nicht ganz so weit, indem er sagt (S. 108), daß »die sekundären Merkmale auch bei den Wirbeltieren in ihrer Entwicklung von den Gonaden bis zu einem gewissen Grade unabhängig sind«; er schließt aus allem die Schlußfolgerung an, daß »die Wirbeltiere bezüglich der Unabhängigkeit der Ausbildung sekundärer Geschlechtscharaktere von den Gonaden sich von den Arthropoden nicht prinzipiell, sondern nur durch den Grad jener Unabhängigkeit unterscheiden.«

Die Beobachtungen von Meisenheimer (8) u. a. haben zweifellos sehr viel Richtiges an sich. Es sind speziell die sogenannten Brunstorgane, d. h. periodisch zur Zeit der Geschlechtstätigkeit wiederkehrende Differenzierungen, welche einer trophischen Wirkung von seiten der Geschlechtsdrüsen unterliegen, ohne daß ein spezifischer Einfluß sich unbedingt bemerkbar machte. Der Verallgemeinerung der Meisenheimerschen Auffassung stehen aber eine Anzahl Tatsachen entgegen, welche sich nur unter der Annahme einer spezifischen Hormonenwirkung erklären lassen. Es sind dies einmal die Befunde von Giard(1-7), Smith (1), Wheeler, Caullery, Potts u. a. über die sogenannte »castration parasitaire« und dann vor allem die Versuche von Steinach (1. 2).

Was zunächst die »castration parasitaire« anbelangt, so bezieht sie sich auf die Beobachtung, daß »Parasiten (*Sacculina Fraissei* G.) die Geschlechtsdrüsen von *Stenorhynchus phalangium* Penn., *Eupagurus Bernhardus*, *Gebia stellata*, *Palaemon* und *Hippolyte* fast zum Verschwinden bringen und dadurch eine Reduktion der Merkmale des betreffenden Geschlechtes und ein Auftreten von solchen des andern Geschlechtes herbeiführen können. Infolgedessen wird das Abdomen der Männchen dem weiblichen ähnlich, während bei dem Weibchen die eiertragenden Abdominalfüße sehr reduziert werden.« Diese Umänderungen in ausgeprägt positivem Sinne sind doch wohl eine beredte Tatsache dafür, daß durch Wegfall der dem Geschlecht eigenen Gonaden deren Aufgabe, die Ausbildung »sekundärer« Geschlechtsmerkmale des andern Geschlechtes zu verhindern, unmöglich wird, so daß die geschlechtsfremden Merkmale sich allmählich ungestört entwickeln können. — Eine sehr wichtige Tatsache zugunsten der Hormonentheorie hat vor ganz kurzer Zeit (Februar 1912) Steinach (2) durch seine hervorragende Arbeit: »Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche« gegeben. Es ist diesem Forscher gelungen, Ovarien bei Meerschweinchen und Ratten in den männlichen Körper zu implantieren; sie »heilen hier an, wachsen und werden funktionsfähig.« Die Merkmale, an denen nun die Folgen dieser Transplantation erkennbar waren, betrafen »besonders Penis = Schwellkörper, Prostata, Samenblasen, größere Länge, Mächtigkeit und Schwere des Körpers bzw. Skeletts, stärkeren und gröberen Haarwuchs.« Vor allem »der Penis bzw. Schwellkörper erwies sich als besonders empfindliches Reagens für wirksame innere Sekretion.« Es zeigte sich nach diesen Ovarialtransplantationen, daß »die männlichen sekundären Organe auf der infantilen Stufe stehen bleiben wie bei gewöhnlichen Frühkastraten. Hieraus ergibt sich, daß die Funktion der männlichen und weiblichen Pubertätsdrüse nicht identisch, sondern spezifisch ist, d. h. daß jede Pubertätsdrüse nur die homologen Merkmale zum Wachstum und zur Ausbildung bringt« (S. 85). »Wenn die implantierten Ovarien nicht anheilen oder im heranreifenden Tiere zugrunde gehen, so fällt die Wachstumshemmung des Penis aus, und derselbe verhält sich wie der des einfachen Kastraten.« Ja, auch in bezug auf die psychischen Charaktere verhalten sich die feminierten Männchen wie Weibchen. »Der männliche Trieb bleibt aus und dies entspricht vollkommen der Spezifität der Pubertätsdrüsenfunktion.« »Es kommt zur Umstimmung der sexuellen Disposition, zur Entstehung von weiblichem Reiz, kurz zur Erotisierung des Zentralnervensystems in weiblicher Richtung. Die objektiven Symptome dieser Umstimmung äußern sich durch Reaktionen, welche beim Zusammentreffen von feminierten Tieren und normalen Männchen gegenseitig ausgelöst werden. Die feminierten Ratten wie Meerschweinchen zeigen wie die normalen Weibchen den »Schwanzreflex«, d. i. das oft senkrechte Hochheben und dauerndes Hochhalten des Schwanzes während der Verfolgung seitens der Männchen, ferner den »Abwehrreflex«, und endlich sind sie den normalen Männchen nicht indifferent wie Kastraten, sondern erwecken starken Geschlechtstrieb, werden als Weibchen agnosziert und behandelt« (S. 103/104). Aus Steinachs (2) eingehenden, exakten

Versuchen ergibt sich der Schluß (S. 104): »Weder die sekundären somatischen noch die sekundären psychischen Geschlechtsmerkmale sind umwandelbar ab ovo vorausbestimmt. Sie können transformiert, bzw. umgestimmt werden. Je früher der Austausch der Pubertätsdrüsen erfolgt, desto umfassender wird ihr fundamentaler Einfluß auf die neue Geschlechtsrichtung des Individuums.« Es handelt sich hier zweifellos nicht um einfache Ausfallserscheinungen bzw. um eine für das weibliche Geschlecht häufig charakteristische geringere Differenzierung, sondern es sind eine Anzahl progressiver Charaktere neu erworben worden, was sich wohl nur durch die Einwirkung spezifischer Stoffe erklären läßt. Man wird also meiner Ansicht nach an der Hormonentheorie festhalten können mit der Einschränkung, daß die Wirkung dieser Hormone abhängig ist von der Höhe der geschlechtlichen Differenzierung des Gesamtorganismus. Diese kann graduell sehr weit variieren, und man stellt sich wohl am besten vor, daß eine allmählich fortschreitende Differenzierung im Laufe der Stammesentwicklung erworben worden ist. Bei Organismen, welche keine Verteilung der primären Geschlechtsorgane auf verschiedene Individuen aufweisen, also bei den zahlreichen normalen Zwittern, kennen wir auch keine »sekundären« Geschlechtsmerkmale ausgebildet. Mit der Ausbildung von männlichen und weiblichen Individuen erst konnten aber die von den Geschlechtsdrüsen ausgeschiedenen Hormone die Entwicklung des Körpers in verschiedener Richtung beeinflussen. Und unter der Annahme, daß diese Einflüsse vererbbar waren, was gerade bei chemischen Einflüssen relativ leicht verständlich ist, gelangen wir allmählich zu immer stärker differenzierten Tierformen. Es wird dabei von den für jedes Organ vorhandenen Anlagen die männlich bzw. weiblich gerichtete im Laufe der Ontogenese aktiviert. Wird aber durch einen operativen Eingriff (Transplantation) die Wirkung von entgegengesetzt gerichteten Hormonen eingeführt, so ist es leicht verständlich, daß die normal latent bleibenden Anlagen des andern Geschlechts nun zur Entwicklung kommen. Wenn man nun annimmt, daß die Schärfe der geschlechtlichen Differenzierung bei den einzelnen Organen eine verschieden große ist, so läßt sich leicht eine beliebige Stufenleiter der Operationserfolge bei den verschiedenen Organismen denken, von einer vollständigen Umprägung des gesamten Habitus [z. B. die Versuche von STEINACH (2)], über die Veränderung einzelner Organe bis zur vollständigen Reaktionslosigkeit. Dieser letztere Fall ist bei den Insekten verwirklicht, d. h. es sind hier die phylogenetisch unter dem Einfluß der Geschlechtshormone entstandenen (»sekundären«) Geschlechtscharaktere zu primären Artcharakteren geworden.

Das Maximum wäre jedoch dies, daß der gesamte Stoffwechsel so weit geschlechtlich differenziert wäre, daß andersgeschlechtliche Organe bei Implantationen im fremden Organismus nicht die nötige Ernährung finden, um sich voll zu entwickeln, sondern zugrunde gehen, ein Fall, dessen Beschreibung bis jetzt aber noch aussteht.

Durch die hier angeführten Tatsachen finden endlich die merkwürdigen Beobachtungen, die man an abnormen Zwittern bei Insekten gemacht hat, eine leichte Erklärung. Die Verteilung der Geschlechtscharaktere kann bei solchen Tieren eine sehr verschiedene sein. Sog. »halbierte Zwitter« sind in großer Menge beschrieben worden. Einen solchen vom Kaisermantel (*Argynnis paphia* L.) beschreibt WENCKE. Dieser Zwitter war linksseitig typisches Weibchen, rechts Männchen. — Ein Zwitter von *Epinephele jurtina* war nach OSTHELDER links männlich, rechts weiblich ausgeprägt, ein solcher von *Parnassius* besaß eine weibliche linke Flügelseite und eine rechte männliche; der Autor setzt noch hinzu, daß »die Zeichnung und Färbung auf beiden Seiten von der typischer Stücke kaum abweicht.« — Eine weitere sehr interessante Zwitterform ist die von BOEGL beschriebene Apaturide, »deren linke, leicht verkrüppelte Flügelseite ein typisches *ilia*-♂ repräsentiert, während die rechte Seite mit einem normalen *clytie*-♀ übereinstimmt. Die Unterseite korrespondiert auf beiden Flügelhälften vollkommen mit der Oberseite, d. h. entspricht ganz den Rückseiten von *ilia* einerseits und *clytie* anderseits.« — Wenn auch die Mehrzahl dieser Autoren die anatomische Untersuchung unterlassen hat, so wissen wir doch, daß diesen halbierten Zwittern oft der innere Geschlechtsapparat genau entspricht, oft aber finden wir auch die halbseitige Verteilung der Gonaden beider Geschlechter nicht vor; so kann ein äußerlich halbierter Zwitter doch innerlich normales Männchen oder Weibchen sein. Und gerade bei solchen innerlich normalen Formen zeigt sich oft äußere Zwittrigkeit. Hierher gehören besonders jene sogenannten »Mosaikzwitter«, die die Mehrzahl aller Insektenzwitter ausmachen. Es sind dies Individuen, bei denen meist das eine Geschlecht überwiegt; aber dazu kommen noch Teile des andern Geschlechtes wie Schuppen, Flügelstücken andrer Farbe, andersgeschlechtliche Fühler usw. Das Extrem bilden jene Exemplare, bei denen Somateile beider Geschlechter im gleichen Verhältnis gemischt, wie ihr Name schon sagt, mosaikartig auftreten. — Alle diese Erscheinungen lassen sich aber vom Standpunkte der Hormonentheorie nur schwer erklären, da nicht einzusehen ist, wie die Hormone verschiedene Stellen des Körpers in so verschiedener Weise beeinflussen können. Handelt es sich aber um eine primäre Differenzierung der einzelnen Organe, so ist die Erklärung sehr einfach. Bei den Zwittern ist schon ab ovo durch abnorme Vererbung männliche und weibliche Anlage gemischt, und je nach der Art dieser Mischung zeigen sich dementsprechend differente Somateile. Die Wirkungslosigkeit der Gonaden auf die Ausbildung dieser sexuell differenten Somateile zwitterig angelegter Individuen kann uns also nicht weiter in Erstaunen setzen.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Auf Grund zufälliger Befunde angestellte ausgedehnte Untersuchungen an Lepidopterenraupen und -puppen führten zu dem Ergebnis, daß ein sexueller Farbunterschied in der Hämolymphe in weitgehendem Maße vorkommt. In der Regel ist die Farbe der Hämolymphe bei den ♀♀ grün, bei den ♂♂ schwach hellgelb bis farblos.

2. Bei Puppen sind die Geschlechtsmerkmale schon äußerlich zu unterscheiden. Die Ausbildung dieser Merkmale schwankt bei den einzelnen Gruppen und Individuen.

3. Der grüne Farbstoff der ♀♀ ist nach spektroskopischer Untersuchung ein nur wenig verändertes Chlorophyll, das sich in Lösung befindet. Es stimmt mit keinem der künstlichen Chlorophyllabbauprodukte Willstätters überein. — Bei der Männchenhämolymphe handelt es sich lediglich um die gelben Bestandteile des Chlorophylls, die Xanthophylle, oder um gar keine derartigen Körper.

4. Die Bedeutung des grünen Farbstoffes liegt, wie schon Poulton angibt, darin, daß er zur Schutzfärbung von Eiern und jungen Larven dient; bei rötlichen oder bräunlichen Eiern erleidet der grüne Farbstoff der Hämolymphe vor der Verpuppung eine weitgehende Veränderung in einen rötlichen oder bräunlichen Ton. Dieser so umgewandelte Farbstoff dient seinerseits dazu, den abgelegten Eiern die betreffende Schutzfarbe zu verleihen. — Eine assimilierende Funktion des grünen Farbstoffes ist unwahrscheinlich.

5. Pflanzenfressende Formen aus andern Insektengruppen (Chrysomeliden und vor allem Blattwespen) zeigen ebenfalls in der Hämolymphe einen augenscheinlichen Farbunterschied, der wahrscheinlich stets einem Geschlechtsunterschied entspricht.

6. Die Hämolymphe nicht phytophager Insekten weist einen solchen Farbunterschied nicht auf.

7. Ein Zusatz von ♂♂-Hämolymphe entfärbt die ♀♀-Hämolymphe in vitro nicht.

8. Kastrations-, Transplantations- und Bluttransfusionsversuche an den Raupen von *Lymantria dispar* L. und *monacha* L. ergaben keinen Einfluß auf die Färbung der Hämolymphe.

9. Die Versuche, mit Hilfe der Präzipitinmethode in der Hämolymphe der Geschlechter differente Eiweißkörper nachzuweisen, verliefen negativ, auch unter Anwendung von Adsorbentien. — Ein Präzipitinversuch mit Injektion von Gonadenextrakt ergab vielleicht ein positives Resultat.

10. Dagegen tritt beim Zusammenbringen von ♂♂- und ♀♀-Hämolymphe ein plötzlicher, starker, schlierenförmiger Ausfall ein, der zwischen sich mitgerissene Leucocyten einbettet.

11. Diese Reaktion unterscheidet sich nur quantitativ von der zwischen verschiedenen Arten.

12. Diese Ergebnisse wurden auch bei Formen ohne Farbunterschied erhalten, sind also geeignet, in solchen Fällen Geschlechtsunterschiede nachzuweisen.

13. Alle diese Resultate führen zu der Folgerung, daß bei Insekten das gesamte Soma bei Männchen und Weibchen geschlechtlich differenziert ist.

14. Auf Grund dieser Befunde lassen sich die scheinbar widerstreitenden Ergebnisse der Kastrations- und Transplantationsexperimente an Wirbeltieren und Arthropoden vereinigen. Es besteht ein spezifischer Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf den Stoffwechsel (Hormone), der sich aber bei den einzelnen Tiergruppen in verschiedenem Maße geltend macht je nach der Stärke der ab ovo gegebenen sexuellen Differenzierung des Somas.

15. Ebenso lassen sich die Befunde an Insektenzwittern leicht begreifen, wenn man annimmt, daß es sich um primär sexuell differenzierte Körperteile handelt, welche durch abnorme Vererbungsvorgänge unregelmäßig gemischt sind.

Leipzig, im Oktober 1912.

Literaturverzeichnis.

Dieses Verzeichnis kann selbstverständlich keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben; ich muß daher besonders bei Arbeiten, die äußere Geschlechtsunterschiede und deren Beeinflussung durch die verschiedensten Faktoren behandeln, auf das äußerst genaue Literaturverzeichnis verweisen, das P. Kammerer (1) in seiner Arbeit: »Ursprung der Geschlechtsunterschiede« (in: Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung, Bd. V. 1912) gegeben hat.

Arbeiten, die mir nicht zugänglich waren, sind mit * bezeichnet, solche, die nur nach einem Referat gelesen wurden, mit [Ref.].

E. Abderhalden, (1911), 1. Neuere Anschauungen über den Bau und den Stoffwechsel der Zelle. Berlin, Springer. 37 S.

— (1912), 2. Schutzfermente des tierischen Organismus. Ein Beitrag zur Kenntnis der Abwehrmaßregeln des tierischen Organismus gegen körper-, blut- und zellfremde Stoffe. Berlin, Springer. 110 S. 8 Fig.

P. Ancel et P. Bouin (1904), 1. La glande interstitielle du testicule etc. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LVI. p. 83—84 [Ref.].

— (1904), 2. Sur la glande interstitielle du testicule des Mammifères (réponse à M. Gustave Loisel). C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LVI. p. 95—97 [Ref.].

Jos. Assmuth (1909), Termitophile Dipteren, speziell physogastre und stenogastre Exemplare von Termithoxenia assmuthi Wasm. Verh. D. Z. Ges. 19. Vers. S. 251—252.

*Chr. Aurivillius (1880), 1. Des charactères sexuels secondaires chez les Papillons diurnes. Entomol. Tidsskr. I. Bd. p. 163—166 [Ref.].

— (1880), 2. Über sekundäre Geschlechtscharaktere nordischer Tagfalter. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar. V. Nr. 25. 50 p. 3 Taf. [Ref.].

W. M. Bayliss und E. H. Starling (1906), Die chemische Koordination der Funktionen des Körpers. Ascher u. Spiros Ergebnisse der Physiol. Bd. V. 1. u. 2. Abt. S. 664—697 [Ref.].

H. Bernard (1890), Hermaphroditismus bei Phyllopoden. Jena. Zeit. Naturw. Bd. XXV. S. 337—338.

Ph. Bertkau (1889), 1. Beschreibung eines Zwitters von Gastropacha quercus nebst allgemeinen Bemerkungen und einem Verzeichnis der beschriebenen Arthropodenzwitter. Arch. Naturg. 55. Jahrg. S. 75—116. 3 Fig. — Vorläufige Mitteilung hierzu: Verh. Nat. Ver. Bonn. 45. Jahrg. Sitz.-Ber. S. 67—68.

— (1891), 2. Beschreibung eines Arthropodenzwitters. Arch. Naturg. 57. Jahrg. S. 229—238. Taf. VIII. 6 Fig.

E. Bessels (1867), Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVII. Hft. 4. S. 545 bis 564. 3 Taf.

W. Blasius (1866), Über die Gesetzmäßigkeit in der Gewichtsabnahme der Lepidopteren von dem Zustande der ausgewachsenen Raupe an bis zu dem des entwickelten Schmetterlings. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVI. [Ref.].

F. Boegl (1910), Eine weitere sehr interessante Zwitterform. Mitt. d. Münchn. Entomol. Ges. Jahrg. 1910. S. 64.

P. Bouin et P. Ancel (1903), 1. Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères. Arch. Z. Expér. (4). Tome I. p. 437—523. 3 Taf., 4 Fig.

— (1904), 2. Rôle de la glande interstitielle chez l'embryon, les sujets jeunes et âgés; ses variations fonctionelles. Journ. Phys. Path. Gén. Paris. Tome VI. p. 1039—1050. 1 Taf. [Ref.].

— (1904), 3. Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires et de l'instinct sexuel. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LVI. p. 335—337. [Ref.].

Ch. L. Boulenger (1908), On the hermaphroditism of the Amphipod, Orchestia deshayesii Audouin. Proc. Z. Soc. London. p. 42—47. [Ref.].

F. Braem (1908), Über die Änderung des Geschlechts durch äußere Beeinflussung und über die Regeneration des Afterdarms bei Ophryotrocha. Anat. Anz. Bd. XXXIII. S. 19—27. 2 Fig.

*Breuer und v. Seiller (1903), Über den Einfluß der Kastration auf den Blutbefund weiblicher Tiere. Arch. f. exp. Path. u. Pharmak. Bd. I. S. 169—198.

H. H. Brindley and F. A. Potts (1910), The effects of parasitic castration in Insects. Science (2). Vol. XXXII. p. 836 [Ref.].

E. Th. v. Brücke (1908), 1. Über die angebliche Mästung von Schmetterlingspuppen mit Kohlensäure. Arch. Anat. Phys., Phys. Abt. S. 431—444. 4 Fig.

— (1909), 2. Der Gaswechsel der Schmetterlingspuppen. Arch. Anat. Phys., Phys. Abt. S. 204—218.

*W. Buckler (1880), Is the number of moults of Lepidopterous larvae constant in the same species? Entom. Monthly. Mag. Vol. XVII. p. 42—43 [Ref.].

*C. J. Bucura (1909), Über die Bedeutung der Eierstöcke (innere Secretion, Geschlechtscharaktere, Pubertät und Klimax, Geschlechtstrieb, Geschlechtsbestimmung, Pseudohermaphroditismus, Osteomalazie). Samml. klin. Vortr. Nr. 513/514 (Gynäkol. Nr. 187/188). S. 479—518.

*E. Bugnion (1910), Les cellules sexuelles et la détermination du sexe. Bull. Soc. Vaudroise Lausanne. Tome XLVI. p. 263—317 [Ref.].

O. Bürger (1902), Ein Fall von lateralem Hermaphroditismus bei Palinurus frontalis M. E. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXI. S. 702—707. 4 Fig.

G. Buschan (1909), Menschenkunde. Ausgewählte Kapitel aus der Naturgeschichte des Menschen. Stuttgart, Strecker u. Schröder. 265 S. 3 Taf. 80 Fig.

M. Caullery (1907), La castration parasitaire produite sur les Rhizocéphales par les Cryptonisciens. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LXII. p. 113—116.

*J. Chalande (1903), Cas d'hermaphroditisme chez un Myriapode. Bull. Soc. H. N. Toulouse. Tome XXXVI. p. 91—92. 2 Fig.

N. Cholodkowsky (1880), 1. Über die Hoden der Schmetterlinge. Vorl. Mitt. Zool. Anz. 3. Jahrg. S. 115—117.

— (1884), 2. Über die Hoden der Lepidopteren. Zool. Anz. 7. Jahrg. S. 564—568.

— (1902), 3. Über den Hermaphroditismus bei Chermes-Arten. Zool. Anz. Bd. XXV. S. 521—522. 3 Fig.

C. Claus und K. Grobben (1910), Lehrbuch der Zoologie. Marburg i. H., Elwertsche Verlagsbuchhandlung. 1001 S. 993 Fig.

*H. E. Crampton (1907), Correlation and Selection. Ann. N. Y. Acad. Sc. Vol. XVII. p. 601—602.

L. Cuénot (1889), 1. Études sur le sang, son rôle et la formation dans la série animale. 2. Part. Invertébrés; note préliminaire. Arch. Z. Expér. (2), Tome V. p. XLIII—XLVII und Tome VII. p. I—XIX.

— (1890), 2. Le sang des Meloë et le rôle de la cantharidine dans la biologie des Coléoptères vésicants. Bull. Soc. Z. France. Tome XV. p 124—128 [Ref.].

— (1891), 3. Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. Partie. Invertébrés. Arch. Z. Expér. (2), Tome IX. p. 13—90. 365—475, 593—670. Taf. I—IV, XV—XVIII, XXIII.

— (1894), 4. Le rejet de sang comme moyen de défense chez quelques Coléoptères. Compt. Rend. Tome CXVIII. p. 875—877 [Ref.].

— (1896), 5. Le rejet de sang comme moyen de défense chez quelques Sauterelles. Compt. Rend. Tome CXXII. p. 328—330 [Ref.].

J. Th. Cunningham (1908), The Heredity of Secondary sexual Characters in relation to Hormones, a Theory of the Heredity of Somatogenic Characters. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXVI. S. 372—428.

*K. W. v. Dalla Torre und H. Friese (1899), Die hermaphroditen und gynandromorphen Hymenopteren. Ber. Nat. Med. Ver. Innsbruck. 24. Jahrg. 96 S.

A. Dampf (1909), Über die Trutzstellung von Arctia caja L. Zeit. wiss. Insekten-Biol. Berlin. Bd. V. S. 242—244. 3 Fig.

K. Demodikoff (1902), Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens. (Vorl. Mitteil.). Zool. Anz. Bd. XXV. S. 575—578. 3 Fig.

J. Dewitz (1903), 1. Über die Herkunft des Farbstoffes und des Materials der Lepidopterencocons. Zool. Anz. Bd. XXVII. S. 161/168.

— (1904), 2. Die Farbe von Lepidopterencocons. Zool. Anz. Bd. XXVII. S. 617—621.

*A. K. Dimmock (1888), Variable number of Molts in Insects. Psyche. Vol. V. p. 28—29.

W. P. Dunbar (1910). 1. Über das serobiologische Verhalten der Geschlechtszellen. I. Mitteilung. Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exper. Therapie. Bd. IV. Hft. 6. S. 740—760.

— (1910), 2. Über das serobiologische Verhalten der Geschlechtszellen. II. Mitteilung. Zeitschr. f. Immunitätsforsch. u. exper. Therapie. Bd. VII. Hft. 4. S. 454—497.

*H. G. Dyar (1888), The Number of Molts of Lepidopterous Larvae. Psyche. Vol. V. p. 420—422. [Ref.].

*A. L. Erving (1885), A hermaphroditic crab. Amer. Natur. Vol. XIX. p. 811. [Ref.].

H. T. Fernald (1890), External sexual markings of Pupae. Zool. Anz. 13. Jahrg. S. 47.

A. Foges (1902), Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XCIII. S. 39—58. [Ref.].

A. Forel (1908), Zur Farbenbildung der Raupe der Saturnia carpini (Jugenderfahrung). Biol. Centralbl. Bd. XXVIII. S. 447—448.

J. Formanek (1905), Die qualitative Spektralanalyse anorganischer und organischer Körper. Berlin, II. Aufl. 333 S. 92 Fig. 6 Taf.

*M. Fraenkel (1909), Die Beeinflussung des Geschlechts. Centralbl. Gynäk. Jahrg. 32. S. 1118—1121. [Ref.].

L. Fredericq (1881), Sur le sang des Insects. Bull. Acad. Science. Belg. (3). Bd. I. p. 487—490.

Fr. Freytag (1908), Männliche und weibliche Blutkörper. Centralbl. Phys. Bd. XXII. S. 366—369. 2 Fig. [Ref.].

H. Friedenthal (1900), 1. Über einen experimentellen Nachweis von Blutsverwandtschaft. Arch. Anat. Phys., Phys. Abt. S. 494—508.

— (1911), 2. Über die Hormone der Sexualorgane. Intern. Centralorg. f. Blut- u. Serumforschnng. Bd. IV. 1910. [Ref.].

C. Fromholz (1888), Über Mißbildungen bei Schmetterlingen, besonders der Schmetterlingsflügel. Ein Beitrag zur Biologie der Insekten. Berlin. Ent. Zeit. Bd. XXXII. S. 225—231. Taf. II.

O. v. Fürth (1903), Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena. 670 S.

O. v. Fürth und H. Schneider (1902), Über tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Beitr. chem. Physiol. Pathol. Bd. I. S. 229—242.

P. Geddes (1879/80), Sur la chlorophylle animale. Arch. Zool. génér. expér. Tome VIII. p. 51—58.

A. Giard (1886), 1. De l'influence de certains parasites rhizocéphales sur le caractères sexuels extérieurs de leur hôte. Compt. Rend. Tome CIII. p. 84—86.

— (1887), 2. Sur la castration parasitaire chez l'Eupagurus bernhardus L. et chez la Gebia stellata Mont. Compt. Rend. Tome CIV. p. 1113—1115.

*— (1887), 3. La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les crustacés Décapodes. Bull. Sc. Dép. Nord (2), 10. Année. p. 1—28 und: Ann. Mag. N. H. (5). Vol. XIX. p. 325—345.

— (1888), 4. Sur la castration parasitaire chez les eukyphotes des genres Palaemon et Hippolyte. Compt. Rend. Tome CVI. p. 502—505. [Ref.].

— (1887), 5. Sur les parasites Bopyriens et la castration parasitaire. C. R. Soc. Biol. Paris (8). Tome IV. p. 371—373. (Vorl. Mitt.).

— (1889), 6. Sur la castration parasitaire de Typhlocyba par une larve d'Hymenoptère (Aphelopus melaleucus Dalm.) et par une larve de Diptère (Ateleneora spuria Meig.). Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. Tome CIX. p. 708—710 [Ref.].

— (1904a), 7. Comment la castration agitelle sur les caractères sexuels secondaires? C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LVI. p. 4—7. [Ref.].

*C. F. Gissler (1881), Description of a hermaphroditic Phyllopod Crustacean (Eubranchipus). Amer. Naturalist. Bd. XV. p. 136—139. [Ref.].

R. Goldschmidt (1911), 1. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig, W. Engelmann. 502 S. 161 Fig.

— (1911), 2. Über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere. Vorl. Mitt. Münchener Med. Wochenschr. Nr. 49. [Ref.[

R. Goldschmidt, (1912), 3. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. I. 1. Untersuchungen über die Vererbung der sekundären Geschlechtscharaktere und des Geschlechts. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. VII. Hft. 1. S. 1—62. 2 Taf. 23 Fig.

*H. D. Goodale (1910), Some results of castration in Ducks. Biol. Bull. Woods Hole. Vol. XX. p. 35—66. 5 Taf. [Ref.].

A. B. Griffiths (1891), 1. On the Blood of the Invertebrata. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. XVIII. p. 288—294. Fig.

— (1892), 2. On the Blood of the Invertebrata. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. XIX. p. 116—130.

*J. Halban (1903), Die Entstehung der Geschlechtscharaktere. Eine Studie über den formativen Einfluß der Keimdrüse. Arch. Gynäk. Bd. LXX. S. 205—308.

*W. P. Hay (1906), Instances of hermaphroditism in Crayfishes. Smithson. Misc. Coll. Washington. Vol. XLVIII. p. 222—228. 1 Taf.

M. Heidenhain (1891), [Über Blut und Blutdrüsen bei Raupen]. Verh. 10. Internat. Med. Kongr. Bd. II. 1. Abt. S. 83.

*J. Hellins (1883), On the variation of the sizes of the Lepidopterous eggs laid by the same female, and other notes. Ent. Monthl. Mag. Vol. XIX. p. 208—210. [Ref.].

C. Herbst (1901), Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen Embryonalentwicklung. Leipzig. 125 S.

R. Hesse und F. Doflein (1910), Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet. Bd. I.: Der Tierkörper als selbständiger Organismus. Leipzig u. Berlin. 789 S. 480 Fig. 15 Taf.

*A. Ch. Hollande (1907), 1. Étude physico-chimique du sang de quelques Insectes. Univ. Grenoble. Tome XIX. p. 64—97. Taf. [Ref.].

— (1909), 2. Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. Arch. Z. Expér. (5). Tome II. p. 271—294. Taf. VIII. [Ref.].

W. H. Jackson (1889), 1. Studies in the Morphology of the Lepidoptera. I. Zool. Anz. 12. Jahrg. S. 622—626.

— (1890), 2. Note on the sexual apertures of the Lepidopteran chrysalis. Zool. Anz. 13. Jahrg. S. 45—47.

— (1890), 3. Studies in the Morphology of the Lepidoptera. Part 1. Trans. Linn. Soc. London. Vol. V. p. 143—186. Taf. XV—XIX.

A. Jaworowski (1883), Weitere Resultate entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Untersuchungen über die Eierstöcke bei Chironomus spec. und einigen andern Insekten. Zool. Anz. 6. Jahrg. S. 211—215.

P. Kammerer (1912), 1. Ursprung der Geschlechtsunterschiede. Fortschritte d. naturw. Forschung. Bd. V. — Separatum, 240 S.

— (1907), 2. Symbiose zwischen Libellenlarve und Fadenalge. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXV. S. 52—81. Fig.

V. L. Kellogg (1905), 1. Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters. Journ. Exper. Z. Baltimore. Vol. I. p. 593—599. 10 Fig.

*— (1907), 2. Sex differentiation in larval Insects. Biol. Bull. Woods Hole. Vol. XII p. 380—384. 8 Fig. [Ref.].

V. L. KELLOGG and R. G. BELL (1904), Notes on Insect Bionomics. Journ. Exp. Z. Baltimore. Vol. I. p. 357—367.

*J. KENNEL (1896), Studien über sexuellen Dimorphismus, Variation und verwandte Erscheinungen. 1. Der sexuelle Dimorphismus bei Schmetterlingen und Ursachen desselben. Schrift. Nat. Ges. Dorpat. Bd. IX. 64 S. [Ref.].

ST. KOPEĆ (1908), 1. Experimentaluntersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtscharaktere bei Schmetterlingen. (Vorl. Mitt.). Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie. p. 893—918. 6 Fig. [Ref.].

— (1910), 2. Über morphologische und histologische Folgen der Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Bull. intern. Acad. Sc. Cracovie B. p. 186—197. 4 Fig. Taf. VIII. [Ref.].

— (1911), 3. Untersuchungen über Kastration und Transplantation bei Schmetterlingen. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXXIII. S. 1—116. 19 Fig. 5 Taf.

*R. KRIEGER (1892), Zwei Hymenopterenzwitter. Zeitschr. Naturw. Halle. Bd. LXV. S. 137—140. 3 Fig. [Ref.].

C. FR. W. KRUKENBERG (1881), 1. Über die Hydrophilus-Lymphe und über die Hämolymphe von Planorbis, Lymnaeus und Paludina. Verh. Naturhist.-Med. Ver. Heidelberg. Bd. III. S. 79—88.

*— (1886), 2. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der kontraktilen Gewebe. Vergl. Phys. Vorträge. S. 273—394. [Ref.].

W. LA BAUME (1910), Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. [Referat über MEISENHEIMER (5.)]. Biol. Centralblatt. Bd. XXX S. 72—81.

K. LAMPERT (1909), Bilder aus dem Käferleben. Stuttgart, Strecker u. Schröder. 113 S. 35 Fig. 5 Taf.

H. LANDOIS (1864), Beobachtungen über das Blut der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. S. 55—70. 3 Taf.

P. LESNE (1901), La variation sexuelle chez les mâles de certains Coléoptères appartenant à la famille des Bostrychides; la poecilandrie périodique. C. R. Acad. Sc. Paris. Tome CXXXII. p. 847—850. [Ref.].

M. v. LINDEN (1903), 1. Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XCVIII. S. 1—89, 326. 3 Fig. Taf. I.

— (1906), 2. Kohlensäureassimilation bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. Verh. Ges. D. Naturf. Ärzte. 77. Vers. 2. Teil, 1. Hälfte. S. 206—210.

— (1906), 3. Die Assimilationstätigkeit bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. Arch. Anat. Phys., Phys. Abt. Suppl.-Bd. S. 1—108. 13 Fig. 2 Taf.

— (1907), 4. Der Einfluß des Kohlensäuregehaltes der Atemluft auf die Gewichtsveränderung von Schmetterlingspuppen. Arch. Anat. Phys., Phys. Abt. S. 162—208.

— (1907), 5. Gewichtszunahme von Schmetterlingspuppen in kohlensäurereicher Atmosphäre. Verh. Ges. D. Naturf. Ärzte. 78. Vers. 2. Teil, 1. Hälfte. S. 293—296.

M. v. Linden (1907), 6. L'assimilation de l'acide carbonique par les chrysalides de Lépidoptères. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LXII. p. 360—362, 371—372. (Vorl. Mitt. zu 7.).

— (1907), 7. L'assimilation d'acide carbonique par les chrysalides de Lépidoptères (réponse à M. M. Dubois et Couvreur). C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LXII. p. 428—429.

— (1908), 8. Über die Gewichtszunahme von Schmetterlingspuppen in kohlensäurereicher Atmosphäre. Sitzungsber. Nat. Ver. Bonn f. 1907 A. S. 1—11.

— (1909), 9. Eine Bestätigung der Möglichkeit Schmetterlingspuppen durch Kohlensäure zu mästen. Erwiderung an Herrn Dr. v. Brücke. Arch. Anat. Phys., Phys. Abt. S. 34—41.

— (1910), 10. Bemerkungen zu Ernst Th. v. Brückes Arbeit: »Der Gaswechsel der Schmetterlingspuppen.« Arch. Anat. Phys., Phys. Abt. f. 1909. S. 402—404.

*J. A. Lintner (1884), A new sexual character in the pupae of some Lepidoptera. Psyche. Vol. IV. p. 103—106. [Ref.].

G. Loisel (1902), 1. La sécrétion interne du testicule chez l'embryon et chez l'adulte. C. R. Acad. Sc. Paris. Tome CXXXV. p. 250—252. [Ref.].

— (1902), 2. Sur le lieu d'origine, la nature et le rôle de la sécrétion interne du testicule. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LIV. p. 1034—1038. 2 Fig. [Ref.].

— (1904), 3. Sur les sécrétions chimiques de la glande génitale mâle (à propos d'une prétendue glande interstitielle du testicule). C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LVI. p. 27—30. [Ref.].

Lübbert (1911), Das serobiologische Verhalten der Geschlechtszellen. (Referat von Dunbar, 1.). Umschau 1911. Nr. 7. S. 136—139.

K. G. Lutz (1895), Das Bluten der Coccinelliden. Zool. Anz. 18. Jahrg. S. 244—255.

C. A. Mac Munn (1884), 1. On the occurrence of Chlorophyll in Animals. Rep. 53. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc. p. 532—534.

— (1885), 2. Further observations on Enterochlorophyll and allied pigments. Proc. of the Roy. Soc. of London. Vol. XXXVIII. p. 319—322.

P. Marchal (1894), Sur le réceptacle séminal de la Guêpe (Vespa germanica). Note préliminaire. Ann. Soc. Ent. France. Vol. LXIII. p. 44—49. Fig.

J. Meisenheimer (1907), 1. Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. XXXII. S. 393—400. 4 Fig.

— (1908), 2. Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. Verh. D. Z. Ges. 18. Vers. S. 84—95. 2 Fig.

— (1908), 3. Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. XXXIII. S. 689—698. 2 Fig., 1 Taf.

— (1909), 4. Die Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Verh. D. Z. Ges. 19. Vers. S. 174—182. 2 Fig.

— (1909), 5. Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtszellendifferenzierung. 1. Beitrag: Über den Zusammenhang primärer und sekundärer Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen und den übrigen Gliedertieren. Jena, G. Fischer. 149 S. 55 Fig. 2 Taf.

J. MEISENHEIMER (1910), 6. Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Bd. XXXV. S. 446—450. 2 Fig.

— (1911), 7. Über die Wirkung von Hoden- und Ovarialsubstanz auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des Frosches. (Vorl. Mitt.). Zool. Anz. Bd. XXXVIII. S. 53—60.

— (1912), 8. Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. 2. Beitrag: Über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei Fröschen. — Festschrift zum 60. Geburtstage von Prof. Dr. J. W. SPENGEL. Bd. III.; ferner Separatum, Jena, G. Fischer.

*S. METALNIKOFF (1907), 1. Contribution à l'immunité de la Mite des ruches d'abeilles (Galeria melonella) vis-à-vis de l'infection tuberculeuse. Arch. Sc. Biol. Pétersbourg. Tome XII. 18 p. 2 Taf. [Ref.].

— (1907), 2. Zur Verwandlung der Insekten. Biol. Centralbl. Bd. XXVII. S. 396—405. 3 Fig.

*P. J. MÖBIUS (1903), 1. Das Somageschlecht. Umschau. Bd. VII. Nr. 4. S. 61—63.

— (1905), 2. Die Geschlechter der Tiere. Erschienen in den »Beiträge zur Lehre von den Geschlechtsunterschieden«. [Ref.].

K. MÜHL, (1908), Raupen und Schmetterlinge. Stuttgart, Strecker und Schröder. 25 Fig., 6 Taf.

*M. E. MURTFELDT (1884), Sexual characters in the chrysalids of Grapta interrogationis. Psyche. Vol. IV. p. 184. [Ref.].

F. NIEDEN (1907), Der sexuelle Dimorphismus der Antennen bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Berlin. Bd. III. S. 114—117, 137—143, 165—174, 197—203, 242—247.

M. NUSSBAUM (1905), 1. Einfluß des Hodensekrets auf die Entwicklung der Brunstorgane des Landfrosches. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Bonn f. 1905 B. S. 44—46. (Vorl. Mitt.).

— (1906), 2. Innere Sekretion und Nerveneinfluß. Anat. Anz. Bd. XXIX. S. 431—432.

— (1907), 3. Über Regeneration der Geschlechtsorgane. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Bonn f. 1906 B. S. 23—25. (Vorl. Mitt.).

— (1909), 4. Hoden und Brunstorgane des braunen Landfrosches (Rana fusca). Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXXVI. S. 519—577. 2 Taf.

— (1909), 5. Über die Beziehungen der Keimdrüsen zu den sekundären Geschlechtscharakteren. (Bemerkungen zu J. MEISENHEIMERS »Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung«). Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXXIX. S. 110—112.

L. OSTHELDER (1910) Zwei Zwitter aus Sammlungen unsrer Vereinsmitglieder. Mitteil. d. Münch. Ent. Ges. Jahrg. 1910. Nr. 7 und 8. S. 62—64. 3 Fig.

*J. TH. OUDEMANS (1897), Vlinders nit gecastreerde rupsen, hoe zij er uitzien en hoe zij zich gedragen. Handelingen van het Zesde Nederlandsch Natuuren Geneeskundig Congres, 23 en 24 April. 16 p.

— (1899), Falter aus kastrierten Raupen, wie sie aussehen und wie sie sich benehmen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. XII. S. 71—88. 2 Fig. Taf. III—V.

*A. S. Packard (1885), The number of Abdominal Segments in Lepidopterous Larvae. Amer. Natur. Vol. XIX. p. 307—308. [Ref.].

W. Petersen (1892), Über die Ungleichzeitigkeit in der Erscheinung der Geschlechter bei Schmetterlingen. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst. Bd. VI. S. 671—679.

*A. Peytoureau (1895), Remarques sur l'organisation et l'Anatomie comparée des derniers segments du corps des Lépidoptères, Coléoptères et Hémiptères. Revue Biol. Lille. 7. Année. p. 29—72, 73—131. 37 Fig. 7 Taf. [Ref.].

P. Podiapolsky (1907), Über das grüne Pigment bei Locustiden (Vorl. Mitt.). Zool. Anz. Bd. XXXI. S. 362—366.

L. Poljanec (1901), Zur Morphologie der äußeren Geschlechtsorgane bei den männlichen Lepidopteren. Arb. a. d. Z. Inst. Wien. Bd. XIII. S. 155 bis 196. 5 Fig. 3 Taf.

H. Poll (1909), Zur Lehre von den sekundären Sexualcharakteren. Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde Berlin. S. 331—358. 4 Fig. 2 Taf. [Ref.].

*C. E. Pórter (1895), Pequeña contribución á la fisiología de los Insectos. Sobre la naturaleza del líquido que como medio de defensa emiten algunos coleópteros. Act. Soc. Sc. Chili Santiago. 4. Année. p. 217—220. [Ref.].

*F. A. Potts (1906), The modification of the sexual characters of the Hermit Crab caused by the parasite Peltogaster (castration parasitaire of Giard). Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. L. p. 599—691. 2 Taf. [Ref.].

H. Przibram (1906), 1. Grüne Farbstoffe bei Tieren. Zentralbl. f. Physiol. Bd. XX N. 9.

— (1907), 2. Heuschreckengrün kein Chlorophyll. Ann. d. Chemie. Bd. CCCLI S. 44—51.

— (1907), 3. Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration unsrer europäischen Gottesanbeterin (Mantis religiosa L.). Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXIII. S. 600—614. Taf. XXVI.

E. B. Poulton (1885), 1. The essential nature of the colouring of phytophagous Larvae (and their Pupae); with an Account of some Experiments upon the Relation between the Colour of such Larvae and that of their Food-plants. Proc. of the Roy. Soc. of London. Vol. XXXVIII. p. 269—315. 1 Spektraltafel.

*— (1890), 2. The colours of animals. Intern. scientific series 68. 1890. p. 79—80.

— (1890), 3. The external Morphology of the Lepidopterous Pupa: its Relation to that of the other Stages and to the Origin and History of Metamorphosis. Part 1—3. Trans. Linn. Soc. London. Vol. V. p. 187—212. 14 Fig.

*E. Quajat (1903), Ricerche sperimentali dirette a distinguere il sesso nelle uova e nella larva. Annuar. Staz. Bacol. Padova. Vol. XXXI. p. 39—51. [Ref.].

E. Rabaud (1910), Notes biologiques sur Monodontomerus dentipes Dalm. parasite de Zygaena occitanica Vill. Bull. Soc. Ent. France. p. 56—59.

J. Th. Chr. Ratzeburg (1840), Die Forstinsekten. Teil II. Die Falter. Berlin, Nikolaische Buchhandlung. 252 S. 17 Taf.

J. Regen (1906), 1. Untersuchungen über den Winterschlaf der Larven von Gryllus campestris L. Ein Beitrag zur Physiologie der Atmung und Pigmentbildung bei den Insekten. Zool. Anz. Bd. XXX. S. 131 bis 135. (Vorl. Mitt.).

— (1909 u. 1910), 2. Kastration und ihre Folgeerscheinungen bei Gryllus campestris L. I. Mitteil. Zool. Anz. Bd. XXXIV. S. 77—78. — II. Mitteil. Zool. Anz. Bd. XXXV. S. 427—432.

L. Richon et P. Jeandelize (1903), 1. Influence de la castration et de l'ovariotomie totale sur le développement des organes génitaux externes chez le jeune Lapin. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LV. p. 1684—1685. [Ref.].

— (1903), 2. Influence de la castration et de la résection du canal déférent sur le développement des organes génitaux externes chez le jeune Lapin. Rôle des cellules interstitielles du testicule etc. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LV. p. 1685—1687. [Ref.].

E. Riecke (1908), Lehrbuch der Physik. Bd. I. Leipzig, Veit u. Co. 579 S. 466 Fig.

*C. V. Riley (1884), Number of Molts and Length of larval Life as influenced by food. Amer. Natural. Vol. XVII. p. 547—548. [Ref.].

O. Schenk (1903), Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph. Bd. XVII. S. 573—618. 4 Fig. 2 Taf.

W. Schleip (1910), Der Farbenwechsel von Dixippus morosus. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. Bd. XXX. Hft. 1.

Schmaltz (1907), Anzeichen einer besonderen Sekretion in jugendlichen Hoden. Arch. mikr. Anat. Bd. LXXI. S. 1—3. 1 Taf.

*J. Schnabl (1890), Ein merkwürdiger Dipterenzwitter (Hermaphroditismus verus?). Wiener Ent. Zeitschr. Bd. XXXIII. S. 299—308. 2 Fig.

*P. Schultze (1909/1910), Lepidopterenzwitter als Zeugen für die Artvergangenheit bei Lepidopteren. Intern. entom. Zeitschr. Guben. Jahrg. 3. S. 202—203, 206—207. 38—40, 212—214. [Ref.].

*H. Sellheim (1901), Kastration und sekundäre Geschlechtscharaktere. Beitr. z. Geburtsh. und Gynäk. Bd. V. Nr. 3. S. 409. [Ref.].

G. Smith (1906), 1. Rhizocephala. Flora und Fauna des Golfes von Neapel. Bd. XXIX. Monographie.

— (1909), 2. Mr. J. T. Cunningham on the Heredity of secondary sexual Characters. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXVII. S. 258—265.

P. Solowiow (1906), Zur Pigmentbildung bei den Schmetterlingen. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Berlin. Bd. II. S. 328—329.

C. Spichardt, Beitrag zu der Entwickelung der männlichen Genitalien und ihrer Ausfuhrgänge bei Lepidopteren. Verh. d. nat. Ver. Bonn. Jahrg. 43. 5. Folge. S. 1—34. 1 Taf. — auch Separatum.

O. Steche (1912), 1. Beobachtungen über Geschlechtsunterschiede der Hämolymphe von Insektenlarven. Verh. d. D. Zool. Ges. 22. Vers. S. 272 bis 280.

— (1912), 2. Die »sekundären« Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 1912. Bd. VIII. S. 284—291.

O. Steche (1912), 3. Untersuchungen über die biologische Bedeutung und die Kinetik der Katalase. Festschrift zum 60. Geburtstag von C. Chun. Zoologica.

E. Steinach (1910), 1. Geschlechtstrieb und echt sekundäre Geschlechtsmerkmale als Folge der innersekretorischen Funktion der Keimdrüsen. I—III. Centralbl. f. Physiol. Bd. XXIV. S. 551—566.

— (1912), 2. Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Charakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. CXLIV. S. 71—108. Taf. III—VIII.

*H. Stichel (1908), Hermaphrodit von Parnassius phoebus sacerdos. Berl. entom. Zeitschr. Bd. LIII. S. 23—24.

Strasburger, Noll, Schenk und Karsten (1908), Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Jena, G. Fischer. 782 Fig. 628 S.

F. Strässle, Schmetterlingsbuch. Stuttgart, W. Nitzschke.

*J. Tandler (1910), 1. Über den Einfluß der innersekretorischen Anteile der Geschlechtsdrüsen auf die äußere Erscheinung des Menschen. Wien. klin. Wochenschr. Jahrg. 23. S. 459—467. [Ref.].

— (1910), 2. Über den Einfluß der Geschlechtsdrüsen auf die Geweihbildung bei Rentieren. Anz. Akad. Wien. 47. Jahrg. S. 252—257. [Ref.].

J. Tandler und S. Grosz (1909 u. 1910), Einfluß der Kastration auf den Organismus. I, II und III. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXVII, XXIX, XXX. [Ref.].

A. Tichomirow (1898), Zur Anatomie des Insektenhodens. Zool. Anz. Bd. XXI. S. 623—630. 5 Fig.

K. Toyama (1912), On certain characteristics of the Silkworm which are apparently non — Mendelian. Biol. Centralblatt. Bd. XXXII. S. 593—607.

A. Tschirch (1884), [Über Chlorophyll]. Sitz.-Ber. Ges. Naturf. Freunde Berlin. S. 72—77. 3 Fig.

R. Tümpel (1901), Die Geradflügler Mitteleuropas. Eisenach, M. Wilckens Verlag. 23 Taf. 92 Fig.

P. Uhlenhuth und O. Weidanz (1909), Technik und Methodik des biologischen Eiweißdifferenzierungsverfahrens (Präzipitinmethode) mit besonderer Berücksichtigung der forensischen Blut- und Fleischuntersuchung. Handbuch der Technik und Methodik der Immunitätsforschung. Bd. II. S. 721—833. Jena, G. Fischer.

F. Urech (1890), Chemisch-analytische Untersuchungen an lebenden Raupen, Puppen und Schmetterlingen und an ihren Sekreten. Zool. Anz. Bd. XIII. S. 254—260, 272—280, 309—314, 334—341.

C. Verhoeff (1896), Über Wundheilung bei Carabus. Zool. Anz. Bd. XIX. S. 72—74.

E. Verson (1904), Zur Färbung der Lepidopterencocons. Zool. Anz. Bd. XXVII S. 397—399.

M. Verworn (1901), Allgemeine Physiologie. Ein Grundriß der Lehre vom Leben. 3. Aufl. Jena. 631 S. 295 Fig.

J. Villard (1903), Contribution à l'étude des chlorophylles animales. C. R. Soc. Biol. Paris. Tome LV. p. 1580—1582. [Ref.].

J. Vosseler (1903), Beiträge zur Faunistik und Biologie der Orthopteren Algeriens und Tunesiens. II. Teil. Zool. Jahrb., Abt. f. Systematik usw. Bd. XVII. S. 1—98. 5 Fig. 3 Taf.

*C. E. Walker (1908), The influence of the testis upon the secondary sexual characters of fowls. Proc. R. Soc. Med. London. 4 p. 5 Fig. [Ref.].

*J. A. Weniger (1887), On the Sexes of Lepidopterous Larvae. Entomologist. Vol. XX, p. 87—89. [Ref.].

K. Wenke (1906), Anatomie eines Argynnis paphia-Zwitters, nebst vergleichend-anatomischen Betrachtungen über den Hermaphroditismus bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIV. S. 95—138. 15 Fig. Taf. VII—VIII.

W. M. Wheeler (1910), The effects of parasitic and other kinds of castration in Insects. Journ. Exper. Zool. Philadelphia. Vol. VIII. Nr. 4. p. 377 to 438.' 8 Fig.

R. Willstätter und W. Mieg (1906), 1. Untersuchungen über Chlorophyll. I. Über eine Methode der Trennung und Bestimmung von Chlorophyllderivaten. Ann. d. Chemie. Bd. CCCL. S. 1—47.

— (1906), 2. II. Zur Kenntnis der Zusammensetzung des Chlorophylls. Ann. d. Chemie. Bd. CCCL. S. 48—82.

R. Willstätter und F. Hocheder (1907), 3. III. Über die Einwirkung von Säuren und Alkalien auf Chlorophyll. Ann. d. Chemie. Bd. CCCLIV. S. 205—258.

R. Willstätter und W. Mieg (1907), 4. IV. Über die gelben Begleiter des Chlorophylls. Ann. d. Chemie. Bd. CCCLV. S. 1—28.

R. Willstätter und A. Pfannenstiel (1908), 5. V. Über Rhodophyllin. Ann. d. Chemie. Bd. CCCLVIII. S. 205—265.

R. Willstätter und M. Benz (1908), 6. VI. Über kristallisiertes Chlorophyll. Ann. d. Chemie. Bd. CCCLVIII. S. 267—287.

R. Willstätter und F. Hocheder und E. Hug (1910), 7. VII. Vergleichende Untersuchung des Chlorophylls verschiedener Pflanzen. Ann. d. Chemie. Bd. CCCLXXI. S. 1—32.

R. Willstätter und H. Fritzsche (1910), 8. VIII. Über den Abbau von Chlorophyll durch Alkalien. Ann. d. Chemie. Bd. CCCLXXI. S. 33—124.

H. Wünn (1909), Beobachtungen über eine in Mitteleuropa eingeschleppte Höhlenheuschrecke. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. Berlin. Bd. V. S. 82—87, 113—120, 163—166.

E. Zander (1903), Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXIV. S. 557—615. 15 Fig. Taf. XXIX.

N. v. Zograf (1906), Hermaphroditismus bei den Männchen von Apus. Zool. Anz. Bd. XXX. S. 563—567. 3 Fig.

The structure of the internal Genitalia of some male Diptera

by

P. E. Keuchenius.

With Plates XXIII—XXV.

Introduction.

The internal genitalapparatus of Diptera has been during the last decennaries, a subject, that has not interested zoologists, therefore our knowledge of it may be called very incomplete. In this publication I state the results of my research of the male genitalia, while in a following article (with which I have already made a beginning) I hope to treat the female genitalia.

For most of what is known to us at present about the internal genitalapparatus of Diptera, we are indebted to the extensive and accurate work of DUFOUR (1851). In his work he acquainted us only with the morphological structure of the genitalia. So far as I have been able to verify, some of his descriptions are not quite correct, which does not in any way detract from the value of his brilliant researches. Besides the work of DUFOUR, there exist still older researches about the morphology of the internal genitalapparatus of Diptera, written by e. g. SWAMMERDAM (1752), SUCKOW (1828), MEIGEN (1818—1838) and LOEW (1841), while in the last decennaries descriptions are known of only a few Diptera-species e. g. by STUHLMANN (1905), TULLOCK (1906) and HEWITT (1907).

However, all the authors mentioned fail to give details about the fine histological structure of the male genitalia, and our knowledge of them is very scarce, compared with what is known about their morphology. Of the histological structure we find descriptions concerning *Calliphora erythrocephala* e. g. by LOWNE (1895) and BRÜEL (1897), while CHOLODKOVSKY (1905) in his publication has written more completely only about the fine structure of the testes and thus the other organs of the genitalapparatus are not treated by him.

My intention in this article is to treat the male genitalapparatus of some Diptera, morphologically and histologically as far as the material at my disposal has enabled me to make out. As this research more especially concerns anatomy, I have passed over spermatogenesis. I have indeed found that in the species examined by me, the earliest stages of spermatogenesis are not to be seen in the adult and consequently are already developed in the larva-stage.

Finally I will not forget to acknowledge my indebtedness to my wife, who with the greatest accuracy and untiring diligence has worked for me and has taken a very great part in the making of the microscopical sections.

Method.

I have studied the male gonads almost exclusively from sections, besides I have dissected some genitalia to compare them also macroscopically. Of course the making of sections has this great advantage, that one can observe the exact situation of the gonads in the abdomen and one can also find out by what they are surrounded. Besides it is often impossible to dissect the genitalia of smaller species of Diptera.

For making microtomical sections by *Arthropoda* already many methods have been recommended by different authors, which methods I cannot all mention, though there are just a few on which I must dwell a little, in as much as I have made use of them.

For instance I tried to fix with vom Rath's mixture and that, which was used by Janet (2% picric acid with 95% alcohol) in his researches about Hymenoptera, and I dropped into this solution the abdomina at the moment, when I cut them off from the living insects. The drawback of vom Rath's mixture was, that the fixation-liquid penetrated with difficulty into the objects, so that the fixation was a failure. Only some of the abdomina sank into the solution, but most of them remained floating in consequence of the air, which is in the tracheal trunks and the air-cells. To obviate this difficulty I warmed the liquid to from 70—75° C, but also by this means it did not prove to be efficient enough and I have a notion that it injured the fixation by the fixation-liquid. The fact is, that in this case the high temperature does the fixing instead of the fixation-liquid, and a fixation by means of a high temperature, where it concerns the research of the finer histological structure, is an exceedingly censurable method. A still greater drawback attended vom Rath's mixture and that was the difficulty of washing out the picric acid. Of course one can try washing out and staining the sections on the objectglasses, but for a research as this one, in the course of which I had to make so many sections, that about 300 objectglasses of a dimension about $4 \times 2^1/_2$ inches were necessary, washing and staining takes too much time in practice. Still I must point out that in preparing the sections by passing them successively through xylolum, alcohol of different percentage, colour-liquid and back to xylolum, the chitin will tear off. Even the use of a mixture of glycerine and the white of an egg is not sufficient to obviate this defect, while here also the sections often folded and the albumen became fixed by the alcohol, got impregnated with the colour and was not easily washed out. The same faults as with vom Rath's mixture, accompany the fixation-method of Janet too, with this difference, that the solution penetrates more easily in the objects.

Then trying Carnoy's mixture (1 part acetic acid, 3 parts absolute alcohol) I found that several difficulties were to a great extent removed. The fixation-liquid enters much more easily and pushes away the air, causing many objects to sink. During the microscopical research it seemed to me however, that the tissues were swollen too much, probably as a consequence of a too great percentage of acetic acid.

After that, I used to fix with a mixture of 1 part acetic acid with 9 parts absolute alcohol and dropped into this solution the abdomina, which I cut off from the living Diptera, and then I put the liquid under the glassbell of an airpump, while I pumped away the air very carefully, and toke care, that the thinning of the air was not too great. At first I feared, that this procedure would prove injurious to the organs, but as I set to work with the utmost caution, it became evident to me by and by that this fear was unfounded. When I was not able to keep alive, for some considerable time, the insects I had caught and to fix them under the glass-bell of the airpump, then I made a small sagittal cut from the dorsal region into the abdomen and after that I put the objects in the fixation-liquid.

The objects were coloured in toto in a waterish solution of haemalum or ironcarmalum. I must point out, however, one little difficulty, that I experienced with these objects which were fixed under the glassbell of the airpump, and that is, that I sometimes found the caudal part of the abdomen to be less intensively coloured than the cranial one, from which the colour had chiefly penetrated, moreover the impregnation with colour happened very slowly, so that 1, 2 or 3 days, and with larger objects even 4 days were wanted. As for maceration for which I also feared at the beginning, there was none. Besides I kept the objects 24 hours in the other liquids through which they had to pass. Finally they were imbedded in hard paraffin, which was necessary for the sectioning of the hard, and somewhile even very hard chitin. To get series that should be really good, I dripped a thin layer of soft paraffin on two opposite sides of the blocks to be sectioned. My sections were all of a thickness of $7^1/_2$ micron.

Anatomical Part.

Fam. Syrphidae.

Eristalis arbustorum Linn. (Fig. 1—7).

The male genitalia are composed of a pair of testes with their vasa deferentia, one pair of accessorial glands, vesicula seminalis, ductus ejaculatorius and sacculus ejaculatorius (fig. 1).

On examining the microtomical sections, it becomes evident at once, that both testes in relation to each other occupy an asymmetrical position, which, however, is not to be observed in the gonads which are sectioned out of the abdomen. Also one can see a strong asymmetry in the caudal end of the abdomen. The fact is that this end is bent to the right (fig. 2). I will come back to this phenomenon, which I have also met with in other species of the Syrphidae, in my final conclusions. As regards the situation of the testes in the abdomen, we observe that the right testis is always placed more cranially than the left one.

The testes are light brown coloured bodies, which are pointed both cranially and caudally. They are surrounded by two layers, of which I would call the outside one, the tunica externa (or »peritoneal Hülle") and the inside one, the tunica interna s. propria. The externa is a thin layer (fig. 3 *ex*), in which here and there are to be found very large nuclei (fig. 3 *n*) and which is coloured by light brown pigment-granules. Also I have seen several times sections of tracheal trunks in the externa as well outside very closely against it (fig. 3 *tr*). Of a connection of the tunica externa with the fat-body-tissue, there is no question, so that the testes lie free in the abdomen. The tunica externa is composed distally, in the direction of the vas deferens, of epithelium, in which nuclei are clearly to be seen. Cranially, towards the blind end of the testes, the epithelium loses little by little its cellular nature and continues in a membraneous lining, the membrana propria, in which no nuclei are to be observed. The contents of the testes consist of (fig. 3): (I avail myself here of the nomenclature used by MUNSON (13) in 1907) gonocysts containing spermatogones, cytocysts containing spermatocytes, spermatocysts containing spermatids and spermatozoa, and also bundles of ripe spermatozoa. In the testes are thus to be found, with the exception of the apical-cell, several, stages of the development of the male germ-cells. In many of these elements I observed vigorous mitotical nucleus-divisions. I must however add, that on going from the blind apex to the opening of the testes in the vas deferens, one always meets a progressive series of ever older stages of the ontogeny of the spermatozoa, so that in the vicinity of the vas deferens only ripe spermatozoa are present. Besides these different elements, there are to be found in the distal part of the testes round cellular bodies (fig. 4 *y*) and some vacuolar cavities, of which the origin is not clear to me. The round cellular bodies however, I think to be derived from degenerated gono- or cytocysts. It stands to reason, that the signification and origin of those elements is only to be made out with certainty by a thorough investigation of the ontogenie of the testes and their contents. In the distal part of the testes I saw fine tissue-septa on some places going out from the epithelium and pushing into the lumen of the testes.

Both investments of the testes continue on the vasa deferentia, which thus are also formed by a tunica externa and interna. The brown pigmentation of the tunica externa however, only continues a short distance on the vas deferens and stops then, so that the nuclei of this cell-layer comes more to the front.

The accessorial glands are two twisted tubes. Also these two gland-tubes consist of two cell-layers (fig. 7). The tunica externa (fig. 7 *ex*) is only a very thin cell-layer with flat nuclei. The interna is a high columnar epithelium, of which the round nuclei are entirely situated at the base. The cells are of different heights, in consequence of which the lumen of the tubes is irregular and does not agree with the outline of the gland. In some cells when in function perhaps, I saw very often small vacuoles (fig. 7 *vac*), whilst on several places a seemed edge was to be seen, formed by the expelled secreta. The gland-cells are nearly all separated by very distinctive intercellular fissures, which are probably caused by shrinking during fixation. These intercellular fissures are indeed pretty frequent in gland-epithelium.

In the protoplasm of the gland-cells I perceived above the nuclei, on the side turned to the lumen, a very delicate striping.

Vasa deferentia and accessorial glands lead out on a common papilla in the vesicula seminalis. In this papilla there are to be found two orifices; the cranial one is the common outlet for the accessorial tubes, so is the caudal one for the two vasa deferentia.

The vesicula seminalis is a rather large sack also invested by a tunica externa and interna (fig. 1 *ves*, and fig. 6). The externa is very thin and shows small flat nuclei, while the interna consists of a flat epithelium, in which round or oval nuclei are to be seen. The epithelium is not a gland-epithelium and does not appear as such, so, that it would seem to have had a secreting function during the larva-stage. The lumen of the vesicula seminalis is composed of a slimy mass, which gets only slightly stained and in which spermatozoa are floating (fig. 6 *sp*). This cranial blind sack must be a temporary depository of produced sperm and fully deserves the name of vesicula seminalis. Caudally the vesicula seminalis narrows into the ductus ejaculatorius (fig. 1 *d.ej*). This bends cranially and after one winding ends in the sacculus ejaculatorius (fig. 1 *sac*), as Hewitt has named it. The sacculus finds an outlet through a small canal, which I will call the ductus copulatorius (fig. 1 *d.cop*).

Sacculus and ductus copulatorius are covered outside by a layer of cells, which is not an immediate continuation of the tunica externa or interna of the ductus ejaculatorius, because their structure differs. The inside lining of the sacculus and ductus copulatorius is formed by a layer of very transparent and consequently soft chitin (fig. 5 *ch*). Near the entrance of the ductus ejaculatorius we see a bulge of the sacculus. In this bulge there is to be found a small hollow chitin rod, (fig. 1 *ap*) which is composed of dark and therefore hard chitin, but on its entrance into the sacculus, it continues in the soft chitineous lining of the latter. This organ was first discovered by Brüel (2, p. 520) in *Calliphora erythrocephala*, whilst also Hewitt has seen the small chitin rod in *Musca domestica* and speaks of the "ejaculatory apodeme" (9, p. 432). The small chitin rod is, on the outside, connected with the wall of the sacculus by voluntary, transversally striped muscle-fibres. Very probably it is an aid during copulation, in propelling the sperm and I propose to call it the apothetes ejaculatorius.

On either side of this organ, we see two very small tubes opening into the sacculus. I suppose them to be two small accessorial glands. In fig. 5, which is a transversal section about the height of line *z* in fig. 1, we see both accessorial glands just before their entrance into the sacculus (*sc.acc*), while near them, the orifice of the ductus ejaculatorius (*d.ej*) and the end of the apothetes ejaculatorius (*e.ap*) are represented.

Eristalis tenax Linn. (Fig. 1—7).

The male genitalia of this species almost completely agree with those of *Eristalis arbustorum* and therefore in the description of *Eristalis arbustorum* I could refer to the figures from *Eristalis tenax.* I noticed only a few small points of difference. So I will remark, that the two vasa deferentia are exceedingly thin tubes, which are situated very intimately against the wall of the vesicula seminalis (fig. 6 *vd*). At the same time I saw in one of my sections in the blind proximal apex of the testes a protoplasmic mass with ramifications (fig. 3) and in its vicinity, nuclei very rich in chromatin. In these nuclei clear mitotical divisionfigures are to be seen (fig. 3 *br.c*). I consider the protoplasmic mass to be a remnant of the apical-cell and the large nuclei to be the mother branch cells of Munson (13).

Syrphus Ribesi Linn. (Fig. 8—12).

The male gonads of *Syrphus Ribesi* are formed by one pair of testes with their vasa deferentia, which together form the unpaired vas deferens; the unpaired vas deferens ends, together with two accessorial glands, in the ductus ejaculatorius, which leads out into the sacculus ejaculatorius (fig. 8 and 9).

As with the preceding species, we find here also the characteristical bending of the caudal part of the abdomen, in consequence of which the terminal part of the abdomen is situated on the right side. This peculiar bending of course causes asymmetry of the internal gonads. In *Syrphus Ribesi* we also observe a very strong asymmetry in the situation of the testes with respect to each other. The right testis is always placed more cranially than the left, whilst the right testis is situated ventro-laterally and the left one, dorso-laterally of the gut.

In no way do we see a connection of the testes with the fat-body-tissue. Tunica externa and interna are the only two investments of the testes. The externa (fig. 10 *ex*) is a thick brown pigmented layer in which large nuclei are to be seen in several places; these nuclei are always surrounded by a clearer protoplasm. They are so large, that where they are present, the tunica externa protuberates outwards very strongly (fig. 10 *n*). In the externa I found sections through tracheal trunks. The interna (fig. 10 *in*) is developed in the distal part of the testes, near the vas deferens (fig. 10 *vd*) as a flat epithelium. Proximally it continues in a membraneous lining: the membrana propria, in which nuclei are very seldom to be discovered. In several places cellular septa (fig. 10 *sept*) go out from the tunica interna and push into the lumen of the testes. In the proximal part of the testes, I saw the younger stages of the ontogeny of the germ-cells: gonocysts and cytocysts, whilst distally the somewhat older stages: spermatocysts and ripe spermatozoa are to be observed. It need not to be remarked that mitotical nucleus-figures are often to be observed. Besides these elements, I saw, distally, numerous small globular, yolky bodies (fig. 10 *y*) of which the origin and signification is hidden from me. They may possible be rudiments of nuclei, derived from degenerated cysts. A closer investigation of the development of the testes and their contents may probably find out the origin of those yolky elements. Of an apical-cell, there is no trace whatever.

The two vasa deferentia (fig. 9 *vd*) are only very short. They run straight to the median, where they join. Their coverings are a continuation of the investments of the testes, while the tunica externa, too, keeps its pigmented character. The junction of both vasa deferentia to an unpaired vas deferens, is but apparent as we shall see. A section of the unpaired vas deferens is drawn in fig. 12, where we observe that both the epithelium tubes continue independently in the unpaired vas deferens, the tunica externa of which, however, has become common for both. The unpaired vas deferens runs along caudally without making any windings and then bends with the abdomen on the right side (fig. 9 *u.vd*) in a cranial direction.

The two accessorial tubes (fig. 9 *acc*) run about parallel with the unpaired vas deferens; at their beginning they are situated in the left side of the abdomen and of the unpaired vas deferens (fig. 9). The externa of them is exceedingly thin and contains small flat nuclei (fig. 11 *ex*). The tunica interna lining the accessorial glands is a rather flat epithelium with round nuclei, which does not immediately give the impression of a gland-epithelium (fig. 11). The lumen of the accessorial gland-tubes, consisting of the secreta and getting only slightly coloured, and the seamed edge formed by the expelled secreta, betray however the original character of the epithelium. Without doubt it has secreted during the larva-stage and has lost this function in the adult. The fluid produced during the larva-stage appears to be sufficient for the whole life of the imago.

Accessorial glands and the unpaired vas deferens come out on a common papilla in the ductus ejaculatorius (fig. 9 *d.ej*), which is enlarged a little at its beginning. The ductus ejaculatorius runs caudally and then turns to the right side in a cranial direction and ends in the sacculus ejaculatorius (fig. 9 *sac*), which finds an outlet through the ductus copulatorius (fig. 9 *d.cop*). Both are lined with a soft chitinous intima and surrounded by a cellular externa. Here, too, the sacculus is provided with a prominence, in which is hidden the apothetes ejaculatorius, which is connected with the wall of the sacculus by transversally striped muscle-fibres.

Syrphus balteatus de G. (Fig. 13 and 14).

In almost all respects the structure of the male genitalia of *Syrphus balteatus* is equal to that of the *Syrphus* species I have described above. The abdomen too, shows the same bend at its end.

In the tunica externa of the testes I have seen no tracheal trunks, but on the outside of it, very intimately against it, I have. Probably however, they will be ramified also in the tunica externa. In the sections I often saw, that the externa was torn off from the tunica propria (fig. 13). Fig. 13 gives a drawing of a longitudinal section of the testes. Proceeding from the proximal part to the distal, we observe different stages of the development of the germ-cells. Besides, I saw a clear mass of protoplasm lodged quite proximally in the blind apex of the testes (fig. 13 *a*), being probably a remnant of the apical-cell. Near to it are to be seen large nuclei, (fig. 13 *br.c*), rich in chromatin, the same as we have met in *Eristalis tenax,* evidently the so-called mother branch cells. Also here mitotical cell-divisions are often to be seen in the different stages of the germ-cells.

Rhingia rostrata Linn. (Fig. 15—19).

In fig. 15 we see the structure of the internal genitalapparatus of *Rhingia rostrata.* It is composed of the testes, each with its vas deferens. The two vasa deferentia meet each other in the median and form together the unpaired vas deferens. This opens, at the same time with two accessorial gland-tubes, into the vesicula seminalis. The vesicula seminalis continues in the ductus ejaculatorius, which opens into the sacculus ejaculatorius.

The terminal part of the abdomen shows the same peculiar bend, as we have already met with in the other Syrphidae treated, in consequence of which the anus and genitalporus lie on the right side.

The testes are not surrounded by fat-body-tissue. Their situation in the abdomen is variable. The right testis is always placed more cranially than the left one. Both may be situated in the middle or even in the left part of the abdomen.

The testes are invested by the tunica externa and interna. The tunica externa is an intensively brown pigmented layer with large nuclei, surrounded by a clear protoplasm (fig. 16 *n*). Several times I saw on the outside sections of tracheal trunks very close against the externa. The tunica interna is developed in the distal part of the testes as a flat epithelium, which proximally continues in the membrana propria (fig. 16 *in*). In both specimens examined by me, I saw a cellular ramified septum (fig. 16 *sept*) pushing into the lumen of the testes. This septum connected two opposite walls of the testes in an obliquely transversal direction. It is peculiar, that on both sides of the septum, there is an excrescence to be seen (fig. 16 *z*). In this excrescence I sometimes observed a vacuolar space. I do not know the signification of this mysterious cell-excrescence. Perhaps the study of the ontogeny of the testes may shed light on this question. In the proximal part of the testes, I observed some cysts, and near to it spermatozoa. The distal part is filled up with spermatozoa and globular yolky elements, just like those I have discovered in *Syrphus Ribesi* (fig. 16 *y*). In the testes I also saw pointed oblong bodies, in which no chromatin substances are to be seen. I have marked them with *x* in fig. 16. These elements are perhaps degenerated spermatids, but of course I am not sure of it.

The tunica externa and interna continue unchanged on the short vasa deferentia, soon uniting into a caudally running unpaired vas deferens (fig. 16 *u.vd*). In transversal sections it appears, that in fact both vasa deferentia continue independently. The tunica externa becomes common for both, while the epithelium tubes remain separated, just as we have observed in *Syrphus*, but with this difference, that the partition wall between both epithelium tubes is also pigmented just like the whole common tunica externa (fig. 17).

The accessorial tubes have no windings, at the most they are bent a little (fig. 15 *acc*). Near their end they run, parallel with the unpaired vas deferens on either side of it and lie very intimately pressed against the wall of the vesicula seminalis. The accessorial glands are surrounded by an exceedingly thin externa, while they are lined by a very high gland-epithelium, the cells of which are sometimes separated by intercellular fissures. The nuclei (fig. 18) of these gland-cells are small, the cells being of a different height, so that the lumen of the gland-tube becomes very irregular and it seems that the gland-epithelium is folded.

Accessorial glands and unpaired vas deferens open into a common papilla at the base of the vesicula seminalis (fig. 15 *ves*). This is a rather large sack, which is blind at the cranial side and continues caudally in the ductus ejaculatorius (fig. 15 *d.ej*). The wall of the vesicula seminalis is composed of two layers. The tunica externa (fig. 19 *ex*) is very thin and is provided with flat nuclei. Besides I saw in the externa a delicate longitudinal striping, therefore it is probable, that muscle-fibres are to be found here. The interna (fig. 19) is a gland-epithelium, which however, in the cases examined by me, had already ceased its secreting function. Only the nuclei arround it some remainders of protoplasm, were left of the cells of the epithelium. I got the impression of these being empty cells, which distinctly proved that gland-epithelium was present here. It is strange, however, that in the lumen of the vesicula seminalis, no trace of a fluid or of spermatozoa is to be seen, though it is likely enough that they were already expelled during possible copulation. I could not prove if the name vesicula seminalis is justified here, (because I did not find spermatozoa) but I have given this name to this cranial blind sack in analogy with the male gonads of *Eristalis*.

The ductus ejaculatorius (fig. 15 *d.ej*) bends cranially and opens into the sacculus ejaculatorius (fig. 15 *sac*), which finds an outlet through the ductus copulatorius (fig. 15 *d.cop*). The structure of the sacculus and ductus copulatorius is the same as with the specimens described above, whilst there is also an apothetes ejaculatorius to be found.

If we now briefly examine the structure of the gonads in *Rhingia*, comparing it with its relations *Eristalis* and *Syrphus*, we find that *Rhingia*, possessing both a vesicula seminalis and an unpaired vas deferens, combines the characteristics of *Eristalis* and *Syrphus*. Whether the *Rhingia*-type is primary or secundary, in other words, whether it is to be derived from *Eristalis* and *Syrphus* or inversely, is a difficult thing to decide, but I am inclined to think the latter hypothesis the more probable.

Fam. Leptidae.

Leptis scolopacea Linn. (Fig. 20—25).

The male genitalapparatus of *Leptis scolopacea* is composed of one pair of testes, vasa deferentia, ductus ejaculatorius and sacculus ejaculatorius (fig. 20 and 21). Accessorial glands are absent, but we shall presently see, that other organs have taken over their functions.

The testes (fig. 21 *t*) are a pair of white bodies, varying from oblong to round. Their white colour is owing to the far-body-tissue, by which they are enclosed. This fat-body-tissue is united very intimately with the testes and is difficult to remove. The photograph fig. 20, shows the fat-body surrounding the testes in the form of flocky masses. Here too, when examining the microtomic sections, we are immediately struck by the asymmetrical position of the testes, the left one being always placed more cranially. However, I must add, that this asymmetry is very variable, that is to say, sometimes the testes are placed less asymmetrically with respect to each other and the gut, at other times more asymmetrically and also they may both be situated quite on the right of the gut. Sometimes the right testis is to be found dorsally and the left ventrally of the gut.

Two cell-layers cover the testes. The tunica externa (fig. 23 *ex*) is unlike those of the Diptera described hitherto, unpigmented, exceedingly thin and often very difficult to discover. In the tunica externa, which is membraneous for the greater part, small flat nuclei are sometimes to be seen. Seldom did I find a tracheal trunk in the externa (fig. 22 *tr*), but they are very often to be seen on the outside close against the externa. In fig. 23 *f.b*, we see the intimate connection of the tunica externa with the surrounding fat-body-tissue, which has been only partly drawn. Cholodkovsky, who has examined the testes of *Leptis* too, said of the tunica externa, that it is an investment, rich in tracheal trunks, and apparently composed of transformed fat-body-cells (3, p. 394). I succeeded very rarely in discovering sections of tracheal trunks in the externa. Neither do I find any reason to affirm the supposition, that the externa may be derived from transformed fat-body-cells. The interna is an epithelium, which has developed as such over the whole lining of the testes, so that there is no question of the formation of a membrana propria. In the blind proximal part I sometimes saw transversal, very thin cellular septa radiating from the epithelium and pushing into the lumen of the testes. In some specimens, on the blind cranial apex of the testes, there is to be found a protuberance, which is likewise separated from the remaining contents of the testes, by a septum (fig. 22). In this part I saw gono- or cytocysts. In other specimens this protuberance was not to be seen, but I found in the cranial apex of the testes a part, separated by a septum and filled up with the same cysts. The remaining contents of the testes may be distinguished into two parts (fig. 23): a darkly colouring outer layer, composed of nothing but bundlewise grouped spermatozoa, and a lightly colouring axis, which is filled up with dispersed spermatozoa and between them dispersed cells, which have a degenerated character (fig. 23 *y*) and which seem to float in a fluid. I found these cells also near the gono- and cytocysts, when present, in the cranial apex (fig. 23 *y*) and they very strongly gave me the impresion of being degenerated gono- or cytocysts, whilst I suppose the fluid to derive from the degenerated cysts or partly from the other elements of the developing-link of the germ-cells. CHOLODKOVSKY, however, supposes them to be »Nährzellen« of the testes and to be derived from the epithelium-septa (3, p. 395). A single time I saw vacuoles in the inner part of the testes and it is peculiar, that those degenerated cells group arround them, so that one gets the wrong impression of there being a small canal in the testes. In most specimens (I examined about ten) I saw no trace of younger stages of the ontogeny of the germ-cells, consequently the development of the spermatozoa had already come to an end.

Both investments of the testes continue immediately on the vasa deferentia. These run caudally at the beginning, without making windings, bend themselves and then run straight in a cranial direction very close against each other, till they have reached about the height of the testes (fig. 22 *vd*). Here they bend once more and remain running in a caudal direction side by side, but at the same time they have got an entirely different character. They have strongly increased in size. The tunica externa of this part of the vasa deferentia remains unaltered, but their lining has received an other structure and has become a gland-epithelium (fig. 24 *in*). The epithelium seems to be folded. Between these foldings there are to be seen very small radial fissures, which are very difficult to discover (fig. 24 *r*). All these radial fissures come out in the central lumen (fig. 24 *l*). The base of the gland-cells gets rather intensively stained, but the remaining part only very weakly, in consequence of which the cell-limits are very difficult to observe. The gland-cells of two foldings situated side by side, nearly touch each other, so that the radial fissures are exceedingly delicate. The meaning of the glandular part of the vasa deferentia is undoubtedly the secretion of the liquids for thinning and liquifying the sperm. The function of the missing accessorial glands is thus taken over by a part of the vasa deferentia.

Both vasa deferentia join caudally forming the ductus ejaculatorius (fig. 21 *d.ej*). The tunica interna of the ductus ejaculatorius is composed of an epithelium whose altitude varies, in consequence of which the lumen shows very irregularly (fig. 25 *in*). The tunica externa is a rather thick layer in which, besides a great many flat nuclei, there is also to be observed a fragile striping in transversal sections (fig. 25 *ex*). Without doubt the externa is here composed of more layers of ring-muscle-fibres. The ductus ejaculatorius, as fig. 20 shows, makes a single bend and opens into the sacculus ejaculatorius; near its end it has become a little narrower. The ductus copulatorius forms here, too, the connection with the outside. The sacculus is provided with an apothetes ejaculatorius and its structure is like that of the already described specimens. The same observation applies to the structure of the ductus copulatorius.

Fam. Muscidae.

Dexia canina Fab. (Fig. 26—29).

With the male genitalia of *Dexia canina* the accessorial glands are missing, so that they are only composed of the following parts: two testes with their vasa deferentia, ductus ejaculatorius and sacculus ejaculatorius (fig. 26).

The testes (fig. 26 *t*) are two oval bodies, which are pointed a little at their apex. They are placed ventro-laterally of the gut, the left testis more caudally than the right. Occasionally the left testis is to be found a little dorso-laterally of the gut. The testes are not surrounded by the fat-body. Two cell-layers form the investments of the testes. The tunica externa (fig. 27 *ex*) is a brown pigmented layer with only a few nuclei (fig. 27 *n*) and in which tracheal trunks are ramified. The tunica externa easily tears off from the tunica interna (*in*). The tunica interna appears quite distally, near the continuation into the vas deferens, as a cellular epithelium, which suddenly (fig. 27) loses its cellular character and is developed over the whole lining of the testes as a membrana propria. At the place, where we can see the continuation of the epithelium in the membrana propria, a cellular septum pushes into the lumen of the testes (fig. 27 *sept*). We must suppose, that here a transversal ringlike pleat is formed at the distal apex of the testes by the epithelium. The lumen of the testes consists of different transition-stages of the development of the germ-cells and again the younger stages are seen proximally and the older distally. Quite ripe spermatozoa (fig. 27 *sp*) are to be found only in the axis of the proximal part. Between them I saw round cysts, containing cellular bodies (fig. 27 *deg.c*) and also dispersed yolky, round bodies (fig. 27 *y*). The characteristical similarity of the cysts with the normal gono- or cytocysts of the ontogeny of the germ-cells and also their presence near the gono- or cytocysts (fig. 27) in the cranial part of the testes, prove beyond all doubt, that we have here to do with cysts, which are prevented from development and are going to degenerate, whilst the yolky elements are derived from the cells, which form the contents of the cysts (spermatogones or spermatocytes). Clear mitotical nucleus-divisions were to be seen in the cysts.

Both investments of the testes continue on the vasa deferentia, but they change in their structure. The pigmentation of the tunica externa (fig. 28 *ex*) stops after having continued a short distance on the vasa deferentia. The tunica interna too, has undergone a change and seems to be a gland-epithelium (fig. 28 *in*). In their commencement, the vasa deferentia (fig. 26 *vd*) run caudally, bend to the median and then they open into the ductus ejaculatorius (fig. 26 *d.ej*). They end in this ductus ejaculatorius on a common papilla, each, however, with its own orifice.

The ductus ejaculatorius is situated for the greater part in the left half of the abdomen and runs caudally without winding. Here it bends to the median, narrows and runs dorsally over the gut in a cranial direction and opens into the sacculus ejaculatorius (fig. 26 *sac*). The part of the ductus ejaculatorius situated in the left half of the abdomen, is lined by a gland-epithelium (fig. 29 *in*), of which the cells are separated by very distinct intercellular fissures. Just as we have seen in *Leptis*, where accessorial glands are missing, here too, the function of these glands is taken over by other organs, partly by the vas deferens and partly by the ductus ejaculatorius.

The sacculus ejaculatorius (fig. 26 *sac*) is provided with an ejaculatory apothetes (fig. 26 *ap*), which is connected by voluntary-muscle-fibres with the wall of the sacculus. The sacculus opens to the outside by means of the ductus copulatorius (fig. 26 *d.cop*). In their structure the sacculus and ductus copulatorius resemble to the specimens described above.

Lucilia caesar Linn. (Fig. 30—36).

In fig. 30 there is to be seen a diagram of the structure of the male internal genital apparatus of *Lucilia caesar*. They are composed of one pair of testes, vasa deferentia, accessorial gland-tubes, ductus ejaculatorius and sacculus ejaculatorius.

The testes (fig. 30 *t*) are two more or less oblong bodies and sometimes are entirely surrounded by fat-body-tissue, which in this case is only at some places intimately connected with the testes. The testes are situated ventro-laterally of the gut, the right more cranially than the left. Again the tunica externa and interna form the only investments. The tunica externa (fig. 31 *ex*) is a lightbrown pigmented cell-layer of changeable thickness, in which here and there are to be seen very large nuclei, surrounded by a clear protoplasm (fig. 31 *n*). The tunica interna is a flat epithelium being of a cellular nature only quite caudally, near the transition of the testes into the vasa deferentia. I saw cellular septa going out of the tunica interna and pushing into the lumen of the testes. These septa may be ramified (fig. 31 *sept*). The interna loses its cellular character in a proximal direction and continues in the membrana propria. Proceeding from the proximal part to the distal (fig. 31), one finds the testes filled up respectively with: gonocysts, cytocysts, spermatocysts and bundles of ripe spermatozoa. Hence the youngest stages of the ontogeny of the germ-cells were not observed by me. In the cysts we may observe clear mitotical nucleus-division-figures. Besides these elements there are to be found in the testes globular groups of cellular bodies and I also saw such cellular bodies dispersed. (fig. 31 *deg.c* and *y*). Here too, these elements gave me the impression of being degenerated cysts.

Both coverings of the testes form also the only investments of the vasa deferentia. The tunica externa (fig. 32 *ex*), however, loses, after a short distance, its pigmentation on the vas deferens, while its nuclei are much smaller than on the testes. In the tunica interna (fig. 32 *in*) the nuclei are round and very close to each other.

The accessorial glands (fig. 30 *acc*) are rather wide tubes, which for the greater part have their situation in the left side of the abdomen. They begin caudally and run in cranial direction without winding and just near their end, they turn to the median, at the same time narrowing a little. Dufour gave us a drawing of the genitalia of *Lucilia caesar*, in which both accessorial glands are drawn laterally on each side of the ductus ejaculatorius (6, pl. IX, fig. 113). This, however, is incorrect, because both are situated on the left side of the ductus ejaculatorius. Hence it is obvious that, without making microtomic sections, one is extremely liable to make mistakes, regarding the position of the internal genitalapparatus.

The tunica externa of the accessorial gland-tubes (fig. 33 *ex*) is thin and provided with small nuclei. The interna is a gland-epithelium of which the cells are provided with round nuclei. The protoplasm of the epithelium gets less intensively coloured at the base of the cells than at the side turned to the lumen of the gland-tubes (fig. 33). The lumen is filled up with weakly colouring secreta.

The accessorial gland-tubes and vasa deferentia open on a common papilla in the ductus ejaculatorius (fig. 34 *pap*) but all tubes have their own orifices. A very peculiar formation is to be found at the commencement of the ductus ejaculatorius. This is swollen at the outside in the form of a bladder, a thing which was already observed by Dufour (fig. 30). Microscopical research proves, however, that there is no question about a real formation of a bladder, because the lumen (fig. 34 *lum*) is not a bit larger than elsewhere in the ductus ejaculatorius. The epithelium-cells, however, are very high here, whilst in the protoplasm there is to be seen a very strong vacuolisation. The nuclei of these gland-cells are situated at their base and the protoplasm here gets more strongly coloured than the vacuoles. We have consequently to do with a gland. However, it is strange, that in some specimens this gland should not have been found by me. I suppose, that in this case these specimens were younger adults. Gradually at the end of this swollen part of the ductus ejaculatorius, the epithelium-cells receive their normal non-secreting character. The externa of the ductus ejaculatorius consists of a very thin cell-layer with flat nuclei (fig. 34 *ex*). The ductus ejaculatorius runs caudally and opens into the sacculus ejaculatorius (fig. 30 *d.ej* and *sac*). Distally we see that the tunica externa of the ductus is composed of more cell-layers, while at the same time a very fragile transversal striping is to be noticed (fig. 35 *m*). Evidently the outer wall of the ductus consists of voluntary muscle-fibres.

More clearly do we find this on fig. 36, where we see these muscle-fibres of the outer wall of the ductus ejaculatorius, continuing immediately in the muscle-fibres, which connect the apothetes ejaculatorius (fig. 36 *ap*) (which is to be found also in *Lucilia caesar*), with the wall of the sacculus ejaculatorius (fig. 36 *sac*). In this fig. 36 we also perceive, that the epithelium (*ep*) of the ductus ejaculatorius protrudes a short way into the lumen of the sacculus, so that it does not end at the place of the entrance of the ductus into the sacculus.

The sacculus ejaculatorius opens at the outside by means of the ductus copulatorius (fig. 30 *cop*). Both are provided with a soft chitinous intima (fig. 36 *ch*).

Sarcophaga carnaria Linn. (Fig. 37—46).

The male genitalapparatus of *Sarcophaga carnaria* consists of the following parts (fig. 37): one pair of testes with their vasa deferentia, which open into the ductus ejaculatorius together with the accessorial glands. The ductus ejaculatorius finds an outlet in the sacculus ejaculatorius.

The testes are a pair of brownish-red, oblong and bent bodies, which are pointed proximally more than distally. In proportion to the size of the insect, the testes may be considered rather big, and therefore they are very easily sectioned out of the abdomen. They are placed ventro-laterally of the gut, the right testis more cranially than the left one. The distal apex of the testes bends a little into cranial direction and continues in the vasa deferentia (fig. 37). The testes are not enclosed by fat-body-tissue. On the surface of the testes many tracheal trunks are to be observed (fig. 37). The outer investment of the testes is formed by the tunica externa, a brownish-red pigmented layer, which varies in thickness and seems to tear off very easily from the interna. In the externa dispersed flat nuclei are to be seen. Several places are very little or even scarcely pigmented and these places appear as light spots (fig. 37). We already observed before, that the testes are surrounded by many ramifying tracheal trunks. It is a matter of course that they are visible on the sections (fig. 38 *tr*), while I also observed that the tracheal trunks ramify themselves in the tunica externa. The tunica propria forms the lining of the testes and it appears distally very distinctly as an epithelium, which continues proximally in the membrana propria. Nowhere have I seen cellular or tissue-septa going out from the epithelium and pushing into the lumen of the testes, but I will not deny the possibility of their presence. Against the lining of the testes, we can discern in the lumen, going proximo-distally a layer composed respectively of gonocysts, cytocysts and spermatocysts (fig. 38, *g.c*, *cy.c*, *sp.c*), while in the blind cranial apex nearly exclusively gonocysts and cytocysts are present. In the contents remaining, bundles of ripe spermatozoa (fig. 38 *sp*) are to be found and between them degenerated cysts (fig. 38 *deg.c*) and yolky or cellular bodies (fig. 38 *y*) derived from the contents of those degenerated cysts. Quite caudally in the lumen of the testes ripe spermatozoa are chiefly to be seen. It is a matter of course that mitotical division-figures in those different cysts are to be observed. We have already remarked where the continuation of the testes into the vasa deferentia is to be found.

In several bends these vasa deferentia run to their ending into the ductus ejaculatorius. The investments of the vasa deferentia (fig. 41) are an immediate continuation of the coverings of the testes. The pigmentation of the tunica externa (fig. 41 *ex*) however continues only a short way on the vasa deferentia.

The two accessorial glands are tubes, bent many times, which, it seems, are much longer and voluminous in older specimens. The outer investment is thin (fig. 42, *A* and *B*, *ex*) and provided with small nuclei. It gets less intensively stained than the lining (fig. 42, *A* and *B*, *in*) of the glands. The structure of the lining epithelium differs at the beginning (fig. 42 *A*) to that near the end (fig. 42 *B*) of the accessorial glands. Here, where the tube is narrower, the epithelium folds, so that the lumen becomes very irregular; this is not the case at the commencement of the gland-tubes. It is strange, that here also the epithelium, which is of course a gland-epithelium, should not give the impression of being such, because it appears, especially at the commencement of the tubes, as a rather flat epithelium (fig. 42, *A*, *in*). Without doubt the cells have secreted in younger periods and this is to be observed in the lumen of the tubes, which is filled up with the weak colouring secreta, whilst now they have lost their secreting function.

The vasa deferentia and accessorial gland-tubes join on a common papilla, where they open into the ductus ejaculatorius. Each of the tubes, however, remains independently, so that each of them has its own orifice (fig. 44 *vd* and *acc*) on the papilla.

The ductus ejaculatorius, which begins with this papilla is not, or at any rate not much larger than elsewhere. In so far *Sarcophaga carnaria* seems to differ from *Sarcophaga haemorrhoa*, where according to the drawing given by DUFOUR, (6, pl. IX, fig. 108), the ductus ejaculatorius, just like in *Lucilia caesar*, begins with a bladdery swollen part. But it may perhaps be, that the presence of such a bladdery swollen commencement of the ductus ejaculatorius depends on the age of the insect, because also in *Lucilia* we have seen, that this widening may be absent or present. The wall of the ductus is composed of two layers. The tunica externa is only very thin, (fig. 43 *ex* and fig. 44) and provided with very small nuclei. However it is peculiar, that the lining is formed by a very distinct gland-epithelium, of which the cells are often separated by intercellular fissures. They are, however, of different heights, in consequence of which the lumen of the tubes receive an irregular character. Their nuclei are to be seen near the base, whilst the protoplasm on the side turned to the lumen gets a little more intensively coloured than the protoplasm at the base of the epithelium-cells and shows a very delicate striping.

The ductus ejaculatorius runs caudally, making many windings. Here the externa changes and it seems to me that a layer of muscle-fibres is added to the outer wall (fig. 45 *m*), which sometimes tears off during microtomical cutting. Finally the ductus ejaculatorius opens into the sacculus ejaculatorius, whereby just as in *Lucilia caesar*, the epithelium protrudes a little into the sacculus.

The sacculus ejaculatorius is provided with an apothetes ejaculatorius and opens out by means of the ductus copulatorius. The outer investment of the sacculus and ductus copulatorius is formed by a layer of larger or smaller cells (fig. 46 *o.l*) and the intima is composed of a layer of soft chitin (fig. 46 *ch*) which sometimes shows a fine dentated or incised margin.

Pollenia rudis Fab. (Fig. 51—54).

The male genitalia are composed of: one pair of testes, vasa deferentia, accessorial gland-tubes, ductus ejaculatorius and sacculus ejaculatorius (fig. 51).

The testes (fig. 51 *t*) are two pear-shaped bodies, which are more pointed at their proximal apex than distally. Both testes are placed more or less symmetrically in relation to each other and ventro-laterally of the gut. Sometimes the left testis is situated a little more cranially than the right, which is just the contrary to what we have observed in the Diptera treated till now. The testes are turned to each other with their distal ends, which continue in the vasa deferentia, (fig. 51 *vd*), so that they are placed with their longitudinal axes transversally in the abdomen. The testes are enclosed by fat-body-tissue, which at several places is intimately grown together with the testes. The outer investment of the testes, the tunica externa, (fig. 52 *ex*), is an intensively brown pigmented cell-layer of a variable thickness, in which I have seen tracheal trunks. The lining, the tunica propria, consists of epithelium, which becomes higher at some places (fig. 52 *in*) without, however, there being a question of cellular septa. Also in the blind proximal apex of the testes, the epithelium is developed as such, so that in *Pollenia rudis* a membrana propria is not formed. Here the development of the germ-cells in the adult has already made so much progress, that in the lumen of the testes nothing but ripe spermatozoa are to be found.

The vasa deferentia (fig. 51 *vd*) are very short tubes, which run straight to the median and thus occupy a transversal situation in the abdomen. Both their investments are an immediate continuation of the tunica externa and interna of the testes. The pigmentation stops on the testes, at the beginning of the vas deferens. The externa is very thin and is provided with very small nuclei (fig. 52 *vd*).

The accessorial glands (fig. 51 *acc*) are short tubes, which commence cranially with regard to the testes and are situated ventrally of the gut, a little on the left in the abdomen. They run caudally without making any important bends (fig. 51 *acc*). They are composed of two cell-layers. The tunica externa is membraneous, that is to say, nuclei are very difficult to discover in it. The interna (fig. 53) is a flat epithelium, which does not in any way give the impression of a gland-epithelium. Yet I must presume this, because the accessorial gland-tubes are filled up with a weak colouring fluid, which however, must have been secreted by the gland-epithelium during the larva-stage. Near the end, the accessorial gland-tubes become narrower (fig. 51 *acc*).

Vasa deferentia and accessorial glands open together into the ductus ejaculatorius on a common papilla. The orifices of the vasa deferentia on the papilla are situated cranially to those of the accessorial gland-tubes. (In my scheme fig. 51, this situation is not shown.)

The ductus ejaculatorius (fig. 51 *d.ej*), which begins about in the middle of the abdomen, runs caudally but also towards the left half of the abdomen. It is very narrow and invested by two cell layers. The tunica externa (fig. 54 *ex*) is very clearly seen. The interna is a rather high epithelium, which is so developed, that the lumen in a transversal section appears as a fissure (fig. 54). Caudally the ductus ejaculatorius bends to the middle of the abdomen and opens into the chitinous sacculus ejaculatorius (fig. 51 *sac*) being provided with an apothetes ejaculatorius. A chitinous ductus copulatorius (Fig. 51 *d.cop*) is to be found, but I have not been able to follow its course to the end.

Musca corvina Fab. (Fig. 47—50).

The morphology of the male genitalapparatus of *Musca domestica* has already been described by Hewitt, who has also given a drawing of it (9, pl. XXVI, fig. 24). The male gonads of *Musca corvina* do not differ from those of *Musca domestica.* For convenience sake I give a diagram of the gonads in fig. 47, which I have borrowed from the drawing given by Hewitt.

The gonads are composed of one pair of piriform testes with their vasa deferentia, ductus ejaculatorius and sacculus ejaculatorius. Hence accessorial glands are missing here, which is already known to us from the researches of Dufour (6, p. 296).

The testes (fig. 47 *t*) are a pair of brown small bodies, which according to Hewitt, are placed transversally with their longitudinal axes and with their pointed ends towards each other. They are situated ventrally of the gut, but what has escaped Hewitt, because he has not made microtomic sections, is that the right testis has its situation caudally of the left one, the position, therefore, as we have seen in *Pollenia rudis.* The testes are not enclosed by fat-body-tissue. Two layers invest them: the tunica externa and interna. The externa is a strong brown pigmented, thick layer, in which large nuclei are dispersed (fig. 48 *ex*). There is no question whatever about chitinous investment, as Hewitt asserts (9, p. 432). He has thought the pigmented tunica externa being of chitin. On the outside tracheal trunks are to be seen very close against the externa. The tunica interna is developed in the blind proximal part of the testes as a membrana propria, but in the distal part the interna appears as a distinct cellular epithelium (fig. 48 *in*). In several places I saw cellular and tissue-septa, going out from the interna and pushing into the lumen of the testes and being often ramified (Fig. 48 *sept*). In the proximal part the testes are filled up with gono- and cytocysts, whilst in the distal part I have only discerned ripe spermatozoa (fig. 48).

The vas deferens (fig. 48 *vd*) is formed by an immediate continuation of the coverings of the testes, but the pigmentation stops very soon and then the tunica externa appears much thinner.

The ductus ejaculatorius (fig. 47 *d.ej*) is a very long tube, twisted and bended many times, which runs caudally, then turns cranially and runs dorsally over the gut, to end at last in the sacculus ejaculatorius (fig. 47 *sac*). It is composed of two parts: a voluminous part and a narrower one, of which the difference in histological structure is very striking. I have not been able to discover a tunica externa on the ductus ejaculatorius. The first enlarged part of the ductus ejaculatorius has a very peculiar construction. Its epithelium consists of almost empty cells (fig. 49 *A*), in which only the nuclei are remaining and sometimes a little protoplasm, which in this case is visible against the walls of the cells. If we view the cells on the outside (fig. 49 *B*), we discern that they are big, polygonal, mostly hexagonal cells. Here we have a very remarkable example of exhausted cells; an example I have no where else discovered in the other Diptera examined. It might be supposed that the contents of the cells would have been dissolved by the various operations, but this hypothesis does not recommend itself to me, as I have investigated very dissimilar specimens of these species, and in none of them have observed a single gland-cell intact, a thing which it surely were but natural to expect, if the gland-cells were still active.

The distal part of the ductus ejaculatorius also possesses a wall of gland-epithelium, which is normally developed and is also formed by rather large cells, which are still active (fig. 50).

The sacculus ejaculatorius is provided with the already mentioned apothetes ejaculatorius and opens out by the ductus copulatorius (fig. 47 *d.cop*). These organs show the structure, already described before.

Fam. Tipulidae.

Tipula oleracea Linn. (Fig. 55—62).

Dufour has already examined the male genitalia of *Tipula oleracea* and also sketched these organs (6, pl. III, fig. 25 and 26). I have borrowed my fig. 55 from the figure drawn by him, but mine is somewhat modified. We observe that the male gonads of *Tipula oleracea* consist of the following parts: the two testes with their vasa deferentia, accessorial glands, ductus ejaculatorius and sacculus ejaculatorius, in other words the same organs we have already met with in several Diptera. We shall, however, see in what follows, that some organs are more or less divergent.

The testes (fig. 55 *t*) are two oblong bodies, which have their situation ventro-laterally of the gut. Their longitudinal axes run about parallel to the median line. The right testis is thereby placed a little more cranially than the left. Both testes are quite enclosed by fat-body-tissue, which is very intimately connected with the outer investments of the testes. The finer structure of the testes of *Tipula* was already examined by CHOLODKOVSKY (3, p. 401). However, he does not speak anywhere of the fat-body-tissue, which exactly here surrounds the testes very strikingly. According to CHOLODKOVSKY the testes are invested by two layers. The tunica externa is a thin layer with nuclei and which tears off very easily, whilst the inner investment is formed by a layer of epithelium. I have not been able to find any trace of an outer investment (tunica externa) in my numerous sections of *Tipula oleracea*, but possibly it consists of an exceedingly delicate membrane without nuclei. The interna (if I may speak about a tunica interna, because there is only one investment) consists of a flat epithelium, which however, is variable in thickness and is to be observed on the whole surface of the testes, so that no membrana propria is formed (fig. 56, *A*). Against the outer-surface of the epithelium, many tracheal trunks are ramified. As CHOLODKOVSKY has already observed, (3, p. 402) in the epithelium there are to be found vacuoles, which are filled up with larger or smaller granules and which got coloured very intensively in my sections (fig. 56, *B* and *C*, *vac* and *y*). These vacuoles are expelled by the epithelium and then the granules arive in the lumen of the testes (fig. 56, *A*, *y*). Probably they play a part in the nutrition of the different stages in the ontogeny of the germ-cells. The testes are filled with bundles of ripe spermatozoa, between which, besides the above mentioned granules there are other, less strongly colouring, dispersed globular bodies (fig. 56, *A*, *x*) to be found. These globular bodies remind me of those I have met with in *Rhingia rostrata* and *Syrphus ribesi*. Probably the investigation of the ontogeny of the spermatozoa may discover the origin of these elements.

The epithelium of the testes continue on the vas deferens and here, too, it forms the only investment. It is, however, more regular and not provided with granules-containing vacuoles. The vasa deferentia begin at the caudal apex of the testes and run at first caudally, without being twisted (fig. 55 *vd*). Their lumen is filled up with spermatozoa. Suddenly the vasa deferentia swell in the form of a bladder (fig. 55). The walls of this bladder are composed of two layers, because here I could observe very small flat nuclei on the outside (fig. 57 *ex*). It is peculiar, that these bladders and also the vasa deferentia in their further course are surrounded by a covering, which is formed by a fat-tissue, that has the thickness of one or two cells and which I call the tunica adipo-membranacea. This tunica was already discovered by Dufour (6, p. 217). It, however, surrounds very loosely the organs, which lie in it (fig. 58 *t.ad.m*). The contents of the bladder (fig. 57) consist of spermatozoa (*sp*), which appeared to me to float in a fluid. In the bladder I saw cellular septa going out from the epithelium. I do not know the meaning of these septa. The bladder seems to function as a kind of temporary depository of spermatozoa. Probably, however, it also may have had a secreting function during the larva-stage, and this suspicion increases when we compare the next species to be described. The vasa deferentia (fig. 55 *vd*) continue after passing through the bladder, in a caudal direction and then they are more voluminous. Soon the left and right vas deferens meet with each other and from this moment, whilst making a spiral winding, they run parallel and very close to each other (fig. 55). The contents of the vasa deferentia, after their passing through the bladdery swelling, are composed of spermatozoa (fig. 58 *sp*), whilst also the tunica adipo-membranacea (fig. 58 *t.ad.m*) keeps surrounding each separately.

The accessorial tubes are two long and many times twisted tubes, also loosely surrounded by the tunica adipo-membranacea (fig. 55 *acc* and fig. 59). The gland-tubes are invested by two layers; on the outside by the very thin tunica externa (fig. 59 *ex*), which sometimes tears off from the lining epithelium. This, is a high columnar gland-epithelium, the cells of which are separated by very distinct intercellular fissures (fig. 59 *in*).

Near their end, the accessorial gland-tubes become narrower and open, together with the vasa deferentia, on a common papilla at the cranial side of a bladdery widening (fig. 55), which forms the commencement of the ductus ejaculatorius (fig. 55 *d.ej*). Each tube has its own orifice on the papilla. This bladdery widening of the ductus ejaculatorius is a gland, as is proved by the very high columnar epithelium (fig. 60) by which it is lined. The cells of this epithelium are thin and provided with very flat nuclei, which are placed at their base, whilst the protoplasm above these nuclei shows a fragile striping. In the protoplasm I observed vacuoles (fig. 60 *vac*) of different sizes. On the inner surface of the epithelium I saw a thin seamed edge, which as it appeared to me, was formed by the expelled secreta (fig. 60). This bladdery swelling continues, also on the cranial side (fig. 55), in the ductus ejaculatorius (*d.ej*), which runs caudally, whilst twisting several times.

The ductus ejaculatorius is invested by a tunica externa and interna (fig. 61). The externa (*ex*) is only very thin; the interna (*in*) is an epithelium, which is rather flat. Finally the ductus ejaculatorius enters the sacculus ejaculatorius (fig. 55 *sac*).

Up till now I have succeeded in following exactly the course of the genitalia of *Tipula oleracea* in my sections. The sacculus ejaculatorius is a thick and very hard, chitinous bladder, on which is fastened a spiral and hollow chitinous rod (fig. 55 *ch.r*) already described by DUFOUR (6, p. 218). It has become clear to me from my sections, that the sacculus ejaculatorius (a section of which is drawn in fig. 62) has a very complicated structure. The chitinous consistency of the sacculus and of the things which are found in it, and of the chitinous rod, is so hard, that the sections were mutilated during microtomical cutting, so that I have not succeeded in following the structure and the further course of the genitalia.

Dicranomyia chorea Meig. (Fig. 63—68).

The male gonads are composed of one pair of testes, vasa deferentia, accessorial glands, vesicula seminalis, ductus ejaculatorius and sacculus ejaculatorius (fig. 63).

The testes (fig. 63 *t*) are two oblong bodies, which have their situation dorso-laterally of the gut. In respect to each other they are placed asymmetrically i. e. the right testis a little more cranially than the left one. The testes are enclosed by fat-body-tissue, which has intimately coalesced with them. I have not been able to trace a tunica externa and interna; in other words the testes are only covered by one investment, which is a flat epithelium and is to be observed over the whole surface of the testes (fig. 64 *ep*). Consequently there is no question of a membrana propria on the proximal part of the testes. The epithelium is intimately connected with the surrounding fat-tissue. Against the surface of the testes are to be found tracheal trunks. The contents of the testes (fig. 64) consist of different stages of the development of the germ-cells, e. g. cytocysts, gonocysts and spermatocysts. Besides these, bundles of ripe spermatozoa are to be seen (fig. 64 *sp*).

The vasa deferentia begin caudally in the testes and are invested by an epithelium, exactly like that of the testes. They run caudally (fig. 63 *vd*) without twisting or bending and expand suddenly to a bladder, just as we have seen in *Tipula*. The bladder is lined by a flat epithelium, which shows traces of being a gland-epithelium. Above the nuclei, on the side turned to the lumen, I saw protoplasmatic protuberances (fig. 65 *in*), so that here the suspicion occurred to me, that the cells have been secreting in a younger stage and that this function has ceased. The outer investment (fig. 65 *ex*) of this bladder is formed by a thin layer containing flat nuclei. In the lumen of the bladder there are only spermatozoa (fig. 65 *sp*) to be seen. After having passed the bladder, the vasa deferentia continue their way in a caudal direction, but they are more voluminous and besides, this part is shorter than the cranial part before entering the bladder. The epithelium, by which it is lined, is exceedingly flat (fig. 66).

The accessorial glands (fig. 63 *acc*) are rather short tubes, filled up by a strongly staining liquid. The epithelium (fig. 67) of these gland-tubes is also exceedingly flat and does not in any way remind me of a gland-epithelium. Here, too, the secreting function must have ceased in the imago, so that the secreta, with which the tubes are filled up, are produced during the larva-stage. The tunica externa of the gland-tubes is only very thin.

Vasa deferentia and accessorial glands meet in the median and end together on a common papilla in the caudal part of the vesicula seminalis (fig. 63 *ves*), having each tube its own orifice. The vesicula seminalis is a very big and blind sack, extending in a cranial direction, which is invested by a tunica externa and interna. The externa is thin and provided with flat nuclei (fig. 68 *ex*). Tha interna is a columnar gland-epithelium. The epithelium-cells (fig. 68) are often separated by rather large, but less discernible intercellular fissures. The cells are provided with round or oval nuclei, situated at the base. On the inner surface of the epithelium, I saw a seam, which probably was caused by the secreta expelled. In some of these epithelium-cells I discerned large vacuoles, containing a dark staining substance, and in some places, I saw them being expelled. I have not been able to observe spermatozoa in the vesicula seminalis.

Consequently I strongly doubt, if this blind sack serves as vesicula seminalis and if this name is justified here, though its situation would seem to suggest as much. I suppose the vesicula seminalis to be an accessorial gland, which helps in producing the fluids for liquifying and thinning the sperm. The vesicula seminalis narrows caudally and continues in the very short ductus ejaculatorius (fig. 68 *d.ej*), which opens to the outside by means of a chitinous canal. This canal (fig. 68 *d.cop*) is not surrounded by a layer of cells and is at its commencement provided with a widening (fig. 68 *sac*) in the form of a sack. This sack I would identify with the sacculus ejaculatorius. An apothetes ejaculatorius is not to be found in this species.

General summary and conclusions.

In the first place I would refer to the asymmetrical position of the testes. This asymmetry is not to be seen in the objects, which are sectioned out of the abdomen, but only in the microtomical sections and therefore it is not to be observed either in the diagrams which I have given. Brüel was the first to discover this asymmetry in *Calliphora erythrocephala* (2, p. 513) whilst Cholodkovsky (3) and Hewitt (9) do not mention it. I observed it in all the Diptera examined by me, and besides I generally found the right testis placed more cranially than the left, while also the asymmetry was sometimes more strongly marked (*Leptis*) and sometimes less. With *Pollenia* and *Musca* a very rare case happened, to wit that the left testis was situated more cranially than the right. Also in relation to the gut, the place of the testes is mostly non-symmetrical and very changeable. So I sometimes found in a few Diptera (*Leptis*), the right testis more dorsally placed than the left one and in other species (*Syrphus Ribesi*) just the contrary, whilst in most species (*Leptis, Pollenia, Lucilia, Sarcophaga, Dexia, Tipula, Musca*) they are situated ventro-laterally of the gut. In *Rhingia rostrata* both testes are sometimes found entirely in the left half of the abdomen and in *Leptis* on the other hand in the right. As a matter of course this position of the testes refers to the caudal part of the intestine, the testes, too, being situated caudally in the abdomen, and the more cranial part moreover being twisted. In all the Syrphidae examined by me, I saw a peculiar bend of the end of the abdomen going to the right side in a cranial direction. Dufour had perceived this peculiarity in *Volucella zonaria* and said of it, that it is: "dans l'état de repos ployé et reçu dans une excavation particulière du bout de l'abdomen" (6, p. 266). For the rest he did not make an especial mention of it, whilst *Volucella zonaria* seemed to be to him a separate case in itself, because he had not observed it in the other Syrphidae examined by him. Nor has HENNEGUY (8) in his hand-book mentioned this peculiarity.

With regard to the general structure of the internal genitalia, we need only to repeat, what has already been told by DUFOUR (5 and 6). Sometimes the accessorial glands are missing (*Musca*, *Dexia*, *Leptis*) but in this case other parts of the genital-apparatus take over the function of these glands. These are e. g. the vas deferens (*Leptis*) or the ductus ejaculatorius (*Musca*) or both tubes (*Dexia*). At the same time we observe that in this case these tubes in proportion are generally of greater length than those of the other Diptera, which are provided with accessorial glands. Yet, besides the accessorial gland-tubes, the ductus ejaculatorius may be secreting either wholly (*Sarcophaga*) or partly (*Lucilia*, *Tipula*) helping to produce the fluids, which are necessary for liquifying the sperm.

The testes are pear-shaped bodies, varying from round to oval, which, however, may have other forms, as is proved by the researches of DUFOUR (6). In almost all Diptera they are invested by two layers: the tunica externa and the tunica interna s. propria. The tunica externa is very changeable. It will often tear off from the interna. In most cases it is a brown pigmented cell-layer, which is sometimes thicker (*Syrphus*, *Rhingia*, *Musca*) at other times thinner (*Pollenia*, *Sarcophaga*, *Eristalis*, *Lucilia*, *Dexia*). In other Diptera (*Leptis*) the tunica externa is unpigmented, exceedingly thin and very difficult to distinguish, whilst sometimes the externa seems to be missing (*Tipula*, *Dicranomyia*). Often tracheal trunks are to be found in the tunica externa. At any rate they are never missing on the outside of the testes; nowhere, however, do the tracheal trunks grow into the lumen of the testes. Even CHOLODKOVSKY (3) has not been able to prove this. However, it does seem to occur in other Insecta, VERSON (18) and TICHOMIROW (17, p. 628) e. g. have observed tracheal trunks in the testes of *Bombyx mori*, and DEMOKIDOFF (4, p. 577) in those of *Tenebrio molitor*. The origin of the pigmentation of the externa is mysterious to me. BRÜEL (2) asserts, that the tunica externa arises from fat-body-cell-derivations, but he does not know the origin of the pigmentation. In his publication about the ontogeny of the genitalia of Lepidoptera, ZICK (21, p. 473) said: "das Pigment ist als abgelagertes Stoffwechselendprodukt anzusehen." CHOLODKOVSKY's researches on Lepidoptera have caused him to surmise that the cellular, often pigmented layer of tracheal trunks, sometimes forms flat extending membranes on the testes, and that in this way the tunica externa is formed. He adds to this, that he has come to the conclusion, that some investments of the testes of Insects are of a "chitinöser Natur" (3, p. 404). Evidently CHOLODKOWSKY's assertion is contrary to that of BRÜEL (2). I do not know in how far the assertion of CHOLODKOVSKY (3) is to be applied to the tunica externa of the testes of the other orders of Insects, but it is unfounded in Diptera. In his research about the testes of Diptera he has nowhere observed chitin, whilst I too have been able to indicate in the species, examined by me, the absolute absence of chitin in any of the investments of the testes. HEWITT too, in his research on *Musca domestica* wrongly spoke about the chitinous testes (9, p. 432).

The second investment of the testes is formed by an epithelium, which as CHOLODKOVSKY (3) has observed, is very rarely developed as such over the whole lining of the testes (*Leptis, Tipula, Dicranomyia*). Towards the blind proximal apex, it generally becomes thinner, loses its cellular nature and continues in the membrana propria. In many Diptera cellular or tissue-septa go out from the tunica propria and push into the lumen of the testes. These septa may be ramified and in general they are not perfect, because they end in the lumen of the testes. In *Rhingia rostrata* on both sides of such a septum an excrescence of cells has been found. Perhaps it has something to do with the nutrition of the germ-cells. In several Diptera (*Tipula, Leptis, Dicranomyia*) the testes are enclosed by fat-body-tissue, which has intimately grown together with the whole surface of the testes, whilst in a few (*Lucilia, Pollenia*), the fat-body is united with the tunica externa only at some places. This intimate connection of the tunica externa with the fat-body is, according to BRÜEL (2, p. 514), the consequence of the fact, that the tunica externa has arisen from the fat-body-cells. However, it is peculiar, that in the most examined Diptera, there is no question of any connection of the testes with the fat-body, but it may be possible, that this connection has existed in the larva-stage, afterwards ceasing in the adult.

In my opinion, the fat-body-tissue cannot in any way be considered as an investing layer of the testes.

Peculiar is the case in *Laphria*, described by DUFOUR (6, p. 244) and CHOLODKOVSKY (3, p. 392), where both testes are surrounded by a common dark-red pigmented scrotum.

The lumen of the testes of different species, has already been described by CHOLODKOVSKY (3). Without entering into details, which are already known from the descriptions of the species, examined by me, I wish, however, to add the following remarks about the contents of the testes. In most Diptera, examined till now, the apical cell disappeared already in the imago, which seems also to be the case with other orders of Insects. CHHOLODKOVSKY observed it in *Laphria* and *Asilus* and saw traces of it in *Musca*, *Sarcophaga* and *Scatophaga*. I myself have found presumable traces in *Eristalis tenax* and *Syrphus balteatus*. For the rest there are in the testes, generally to be seen older stages of the ontogeny of the germ-cells, the younger stages being found in the proximal part and the older distally. Besides these stages, I often observed in the testes degenerated cysts and other elements, of which the function and origin is only to be made out by a thorough investigation of the ontogeny. Perhaps these elements serve for the nutrition of the germ-cells.

The investments of the vasa deferentia are always an immediate continuation of the coverings of the testes. If the tunica externa of the testes is pigmented, then this pigmentation may maintain itself over the whole length of the vasa deferentia (*Syrphus*, *Rhingia*) or only a short distance, (*Eristalis*, *Sarcophaga*, *Dexia*, *Lucilia*, *Musca*) whilst in a few (*Pollenia*) the pigmentation of the externa of the testes stop suddenly at the commencement of the vasa deferentia.

In both the Tipulidae examined, the vasa deferentia form a bladder, which seems to have partly a secreting function and also serves as a temporary depository for spermatozoa. In other Diptera, too, these bladdery widenings of the vasa deferentia may occur (DUFOUR 6, c. f. his figures 123 and 138).

In *Syrphus* and *Rhingia* we see both vasa deferentia apparently united to an unpaired vas deferens; apparently, because in this unpaired canal, both epithelium-tubes preserve their independence.

The accessorial glands are also invested by two layers: an outer thinner layer and an inner gland-epithelium. This epithelium in several cases (*Syrphus*, *Sarcophaga*, *Pollenia*, *Dicranomyia*) does not appear as a gland-epithelium, but the contents of the tubes then generally betray the presence of gland-epithelium, because the contents are composed of the secreta expelled by the epithelium. In these cases the gland-liquid was already secreted during the larva-stage, and the secreta produced are evidently sufficient for the whole imaginal life of the insect. I have not been able to find "Regenerationszellen" (Escherich 7, p. 633).

In several Diptera, the vasa deferentia and accessorial glands if these are present, come out on a common papilla in the ductus ejaculatorius, but in others (*Eristalis*, *Rhingia*, *Dicranomyia*) on a papilla in the vesicula seminalis, and in this case, the ductus ejaculatorius is the immediate continuation of the vesicula seminalis.

The ductus ejaculatorius may have, as I have stated before, a secreting function. In *Lucilia* and *Tipula*, the commencement of the ductus ejaculatorius is bladder-like swollen, and this part serves as a gland. [In other Diptera, too, such a bladdery widening has been found at the beginning of the ductus ejaculatorius e. g. by Dufour in *Stachynia*, *Echinomyia*, *Sarcophaga* (6, fig. 89, 97, 108), and other specimens and by Swammerdam in *Tabanus*.] The ductus ejaculatorius opens into the sacculus ejaculatorius and near its end it is often invested by a layer of muscle-fibres.

The vesicula seminalis is only to be found in a few Diptera and seems especially to be a characteristic of several Syrphidae. It is a sack, which is blind at its cranial apex. It sometimes appears to be a temporary depository for the sperm, (*Eristalis*) but in other cases it has a secreting function (*Rhingia*, *Dicranomyia*).

The sacculus ejaculatorius is lined by a chitinous intima in all Diptera examined and it finds a way out through the, likewise chitinous, ductus copulatorius. Only in the Tipulidae: *Dicranomyia* was no apothetes ejaculatorius found by me.

It is striking, that nowhere, around the testes or vasa deferentia or accessorial tubes, or at the beginning of the ductus ejaculatorius are there muscle-fibres to be found. We may conclude from these facts, that the contraction of the abdomen, caused by the abdominal muscles, together with the muscles of the sacculus ejaculatorius, play a part in propelling the sperm and the fluids which accompany it.

Zool. Lab. Utrecht, in December 1912.

Literature.

1. L. Bordas, Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères. Ann. Sc. Nat. T. XI. p. 283. 1900.
2. L. Brüel, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege, samt Annexen von Calliphora erythrocephala. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. X. p. 511. 1897.
3. N. Cholodkovsky, Über den Bau des Dipterenhodens. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVI. S. 53. 1905.
4. K. Demokidoff, Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens. Zool. Anz. Bd. XXV. S. 575. 1902.
5. L. Dufour, Anatomie générale des Diptères. Ann. Sc. Nat. p. 244. 1844.
6. L. Dufour, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mém. prés. à l'Acad. Sc. Math. et Phys. p. 171. 1851.
7. K. Escherich, Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LVII. S. 620. 1894.
8. Henneguy, Les Insectes. 1904.
9. G. C. Hewitt, The structure, development and Bionomics of the House Fly Musca domestica. The Anatomy of the Fly. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. LI. p. 395. 1907.
10. H. Loew, Beiträge zur anatomischen Kenntnis der inneren Geschlechtsteile der zweiflügligen Insekten. Germars Z. Entom. Vol. III. 1841.
11. B. Th. Lowne, The anatomy, physiology, morphology and development of the blow-fly (Calliphora erythrocephala). Vol. II. London 1893—95. p. 660 and 687. Plate XLVIII.
12. Meigen, Systematische Beschreibung der bekannten europäischen Zweiflügligen. 1818—1838 (Sarcophaga, Dexia, Musca. Taf. XXXIV und XXXV).
13. J. P. Munson, Spermatogenesis of the Butterfly, Papilio rutulus. Proc. Boston. Soc. Nat. Hist. Vol. XXXIII. p. 43. 1906—1907.
14. F. Stuhlmann, Vorläufige Mitteilung über Anatomie und Physiologie der Tsetse-Fliege. Pflanzen Tanga. S. 369. 1905.
15. F. W. L. Suckow, Die Geschlechtsorgane der Insekten. Heusingers Zeitschrift für organ. Physik. Vol. II. (Tipula and Musca) Bd. XXVIII.
16. J. Swammerdam, Biblia Naturae (Tabanus and Piophila. Tab. XLII and XLIII). 1752.
17. A. Tichomirow, Zur Anatomie des Insektenhodens. Zool. Anz. Bd. XXI. S. 623. 1898.
18. E. Verson, La spermatogenesi nel Bombyx Mori. R. Statione bacologica sperimentale. Padova III. p. 20. 1889.
19. A. Weismann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden, nach Beobachtungen an Musca vomitoria and Sarcophaga carnaria. Nova Acta Leop. Carol. Bd. XXXIII. 1864.

20. F. Tullock, The internal anatomy of Stomoxys. Proc. Royal Soc. London. Vol. LXXVII. p. 523. 1906.

21. K. Zick, Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Genitalorgane bei Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. S. 430. 1911.

Explanation of Plates.

General Abbreviations.

a, remnant of the apical-cell;
acc, accessorial gland;
ap, apothetes ejaculatorius;
br.c, mother branch cell;
ch, chitin;
cy.c, cytocyst;
d.cop, ductus copulatorius;
d.ej, ductus ejaculatorius;
ex, tunica externa;
g.c, gonocyst;
in, tunica interna;
m, muscle-fibres;
sac, sacculus ejaculatorius;
sept, septum;
sp, spermatozoa;
sp.c, spermatocyst;
t, testis;
tr, tracheal trunk;
vd, vas deferens;
ves, vesicula seminalis.

Plate XXIII.

Fig. 1. Diagram of the male gonads. *Eristalis. sc.acc*, second pair of small accessorial glands.

Fig. 2. Microphotograph of the end of the abdomen. *Eristalis arbustorum* (ventral side).

Fig. 3. Transversal section of the proximal part of the testis. *Eristalis tenax. n*, nucleus; *x*, place where the externa is nearly unpigmented.

Fig. 4. Transversal section of the distal part of the testis. *Eristalis tenax. y*, cellular bodies.

Fig. 5. Section about the height of line *z* in fig. 1. *Eristalis tenax. sc.acc*, second pair of accessorial glands; *e.ap*, end of the apothetes ejaculatorius.

Fig. 6. Transversal section of the vesicula seminalis. *Eristalis tenax.*

Fig. 7. Transversal section of the accessorial gland. *Eristalis tenax.*

Fig. 8. Microphotograph of the male gonads. *Syrphus Ribesi.* The accessorial glands are not to be seen. On the back-ground the gut.

Fig. 9. Diagram of the male gonads. *Syrphus Ribesi. u.vd*, unpaired vas deferens.

Fig. 10. Longitudinal section of the testis. *Syrphus Ribesi. y*, yolky elements and between them spermatozoa.

Fig. 11. Section of the accessorial gland. *Syrphus Ribesi.*

Fig. 12. Transversal section of the unpaired vas deferens. *Syrphus Ribesi.*

Fig. 13. Longitudinal section of the testis. *Syrphus balteatus. n*, nucleus.

Fig. 14. Transversal section of the vas deferens. *Syrphus balteatus.*

Fig. 15. Diagram of the male genitalia. *Rhingia rostrata. u.vd*, unpaired vas deferens.

Fig. 16. Obliquely transversal section of the testis. *Rhingia rostrata.* *x*, pointed oblong bodies (perhaps degenerated spermatids). *y*, globular, yolky elements; *z*, excrescence of the septum.

Fig. 17. Transversal section of the unpaired vas deferens. *Rhingia rostrata. n, nucleus.*

Fig. 18. Transversal section of the accessorial gland. *Rhingia rostrata.*

Fig. 19. Longitudinal section of the vesicula seminalis. *Rhingia rostrata.*

Fig. 20. Microphotograph of the male genital apparatus. *Leptis scolopacea.*

Fig. 21. Diagram of the male gonads. *Leptis scolopacea.*

Plate XXIV.

Fig. 22. Longitudinal section of the proximal apex of the testis, in which the protuberance, filled up with cysts is to be seen. *Leptis scolopacea. y*, cells of a degenerated character.

Fig. 23. Transversal section of the testis. *Leptis scolopacea. f.b*, fat-body-tissue.; *y*, cells of a degenerated character.

Fig. 24. Transversal section of the glandular part of the vas deferens. *Leptis scolopacea. l*, central lumen; *r*, radial fissure.

Fig. 25. Transversal section of the ductus ejaculatorius. *Leptis scolopacea.*

Fig. 26. Diagram of the male genitalia. *Dexia canina.*

Fig. 27. Longitudinal section of the testis. *Dexia canina. deg.c*, degenerating cysts; *y*, yolky bodies; *n*, nucleus.

Fig. 28. Transversal section of the vas deferens. *Dexia canina.*

Fig. 29. Transversal section of the ductus ejaculatorius. *Dexia canina.*

Fig. 30. Diagram of the male gonads. *Lucilia caesar.*

Fig. 31. Longitudinal section of the testis. *Lucilia caesar. deg.c*, degenerated cyst; *y*, yolky bodies; *n*, nucleus.

Fig. 32. Longitudinal section of the vas deferens. *Lucilia caesar.*

Fig. 33. Transversal section of the accessorial gland-tube. *Lucilia caesar.*

Fig. 34. Longitudinal section of the bladdery swelling at the commencement of the ductus ejaculatorius. *Lucilia caesar. lum*, lumen; *pap*, papilla, on which the accessorial glands and vasa deferentia open. The papilla is only partly to be seen.

Fig. 35. Transversal section of the ductus ejaculatorius in its caudal part. *Lucilia caesar.*

Fig. 36. Section of the place, where the ductus ejaculatorius is entering the sacculus ejaculatorius. *Lucilia caesar. ep*, epithelium (lining) of the *d.ej.*

Fig. 37. Microphotograph of the male gonads. *Sarcophaga carnaria.* Testes, vasa deferentia, accessorial glands and ductus ejaculatorius are to be seen.

Fig. 38. Obliquely longitudinal section of the testis. *Sarcophaga carnaria. deg.c*, degenerated cysts; *y*, yolky, globular bodies.

Fig. 39. Spermatocyst with spermatids growing into spermatozoa. *Sarcophaga carnaria.*

Fig. 40. Spermatocyst with developed spermatozoa. *Sarcophaga carnaria.*

Fig. 41. Transversal section of the vas deferens. *Sarcophaga carnaria.*

Fig. 42. Transversal section of the accessorial gland. *Sarcophaga carnaria. A*, Section at its beginning; *B*, Section near its end.

Fig. 43. Transversal section of the ductus ejaculatorius at its beginning. *Sarcophaga carnaria.*

Fig. 44. Longitudinal section of the commencement of the ductus ejaculatorius. *Sarcophaga carnaria. pap,* papilla.

Fig. 45. Longitudinal section near the end of the ductus ejaculatorius. *Sarcophaga carnaria. o.l,* outer layer.

Fig. 46. Section of the sacculus ejaculatorius and the ductus copulatorius. *Sarcophaga carnaria. o.l,* outer layer.

Fig. 47. Diagram of the male gonads. *Musca corvina.* (Modified after Hewitt.)

Plate XXV.

Fig. 48. Longitudinal section of the testis. *Musca corvina.*

Fig. 49. Proximal part of the ductus ejaculatorius. *Musca corvina. A,* Transversal section; *B,* View on the outside of the gland-cells.

Fig. 50. Transversal section of the distal part of the ductus ejaculatorius. *Musca corvina.*

Fig. 51. Diagram of the male genitalia. *Pollenia rudis.*

Fig. 52. Longitudinal section of the testis. *Pollenia rudis.*

Fig. 53. Transversal section of the accessorial gland. *Pollenia rudis.*

Fig. 54. Transversal section of the ductus ejaculatorius. *Pollenia rudis.*

Fig. 55. Diagram of the internal male genitalia. *Tipula oleracea.* (Modified after Dufour.) *ch.r,* chitinous rod.

Fig. 56. Longitudinal section of the testis. *Tipula oleracea. A,* Section of the testis. *B* and *C,* Epithelium of the testis strongly magnified; *vac,* vacuoles, containing granules; *x,* globular bodies; *y,* granules formed by the epithelium; *n,* nucleus.

Fig. 57. Section of the bladdery widening of the vas deferens. *Tipula oleracea.* One can see the cranial part of the vas deferens entering into the bladder.

Fig. 58. Longitudinal section of the vas deferens after having passed through the bladder. *Tipula oleracea. t.ad.m,* tunica adipo-membranacea; *ep,* epithelium.

Fig. 59. Transversal section of the accessorial gland. *Tipula oleracea. t.ad.m,* tunica adipo-membranacea.

Fig. 60. Transversal section of the beginning of the ductus ejaculatorius. *Tipula oleracea. pap,* papilla; *vac,* vacuoles.

Fig. 61. Transversal section of the caudal part of the ductus ejaculatorius. *Tipula oleracea.*

Fig. 62. Sagital section of the sacculus ejaculatorius, just at the entrance of the ductus ejaculatorius. *Tipula oleracea. ch.m,* chitinous membrane; *c.l,* cell-layer.

Fig. 63. Diagram of the male gonads. *Dicranomyia chorea.*

Fig. 64. Longitudinal section of the testis. *Dicranomyia chorea. c,* cysts.

Fig. 65. Section of the bladdery widening. *Dicranomyia chorea.*

Fig. 66. Transversal section of the vas deferens after having passed through the bladder. *Dicranomyia chorea.*

Fig. 67. Transversal section of the accessorial gland. *Dicranomyia chorea.*

Fig. 68. Longitudinal section of the vesicula seminalis. *Dicranomyia chorea.*

Zur Anatomie des Auges der Kröte.

Von

D. Tretjakoff

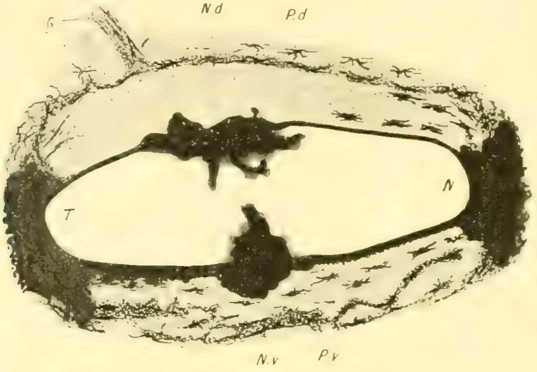
(Odessa).

Mit 6 Figuren im Text und Tafel XXVI.

Die vorliegende Untersuchung habe ich schon vor einigen Jahren angefangen und in meiner Arbeit »Die vordere Augenhälfte des Frosches«, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXX, 1906, habe ich das Vorkommen der Mm. protractores lentis im Auge bei *Bufo cinereus* beschrieben. Die Fig. 1, Taf. XXVI, stammt auch ungefähr aus dem Jahre 1906. Ich überzeugte mich schon damals, daß das Auge der Kröte eine besondere Untersuchung verdient und zwar aus dem Grunde, weil die Kröte ein nächtliches Tier ist und von diesem Gesichtspunkt aus biologisch zu einer andern Gruppe als beide von mir eingehender untersuchten Froscharten gehört. Seitdem konnte ich leider nur zweimal die glückliche Gelegenheit ausnützen, die genügende Anzahl Kröten zu erhalten und fürchte jetzt eine ähnliche Gelegenheit in nächster Zeit nicht zu treffen; deswegen veröffentliche ich die Ergebnisse meiner Untersuchung ohne Anspruch auf Vollständigkeit. Dabei kann ich darauf hinweisen, daß meine Prämissen über die mögliche Accommodation im Auge der Amphibien inzwischen eine Bestätigung von Seite der physiologischen Untersuchung durch Hess (11) gefunden haben.

Die vordere Hälfte des Auges.

Die topographischen Differenzen im Bau der Iris sind schon bei Betrachtung des Auges der lebenden Kröte mit Lupe bemerkbar. Die schöne rötlich-gelbe Färbung der äußeren Seite der Iris ist an den temporalen und nasalen Abschnitten durch Ansammlungen der schwarzen Pigmentflecke unterbrochen (Textfig. 1 u. Fig. 1, Taf. XXVI); diese Unterbrechung betrifft auch den Pupillenrand, was beim Frosch niemals vorkommt. Deswegen scheint die Pupille bei der Kröte eigentümlich lang ausgezogen zu sein. Der goldfarbene Streifen am Pupillarrand ist bei der Kröte weniger von der übrigen Oberfläche der Iris abgegrenzt und, während er beim Frosch nur in der Mitte des ventralen Randes wieder durch den schwarzen Pigmentfleck unterbrochen wird, findet sich bei der Kröte die Unterbrechung ebenfalls am dorsalen Pupillenrande; beide Unterbrechungen sind bei der Kröte nicht streng in der Mitte des entsprechenden Pupillarrandes gelegen. Der schwarze Fleck am oberen Rande ist größer als am unteren, zeigt aber keine weitere Besonderheit. Unterhalb des schwarzen Fleckes zeigt sich am unteren Rande eine recht deutliche Aufbiegung der Iris (Fig. 1, Taf. XXVI), so daß hier ein gut bemerkbares Höckerchen entsteht; unter dem Höckerchen liegt eine Ansammlung von Pigmentzellen, welche das Höckerchen von der übrigen Irisoberfläche abgrenzt.



Textfig. 1.

Pupillarrand der Iris der Kröte frisch präpariert und von der äußeren Seite aus gesehen. Vergr. 20mal. *G*, Blutgefäß, von Pigmentzellen begleitet; *N*, nasal; ***Nd***, dorsaler Pupillaranhang; *Nv*, ventraler Pupillaranhang; *P.d*, dorsale Pigmentzellen; *P.v*. ventrale Pigmentzellen; *T*, temporal.

An der präparierten Iris der Kröte sieht man, daß die Pupille enger ist, als sie beim lebenden Tier aussieht, da der Rand der Pupille schwarz umsäumt ist; dieser Saum ist am unteren Pupillarrande breiter als am oberen. An den Stellen der Unterbrechung beider Ränder ragen in das Pupillenlumen zwei recht ansehnliche Anhänge hinein. Der obere Anhang setzt sich an den Pupillarrand mit einer breiten Basis an und spaltet sich innerhalb des Pupillenlumens in nicht zahlreiche (drei bis vier) dünnere Fortsätze, die in verschiedener Weise gestaltet und gelagert sind. Der untere bezw. ventrale Anhang besitzt die kleinere

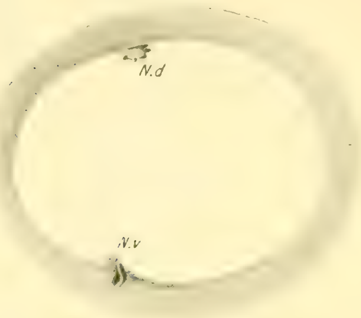
Basis und ist meistens nicht zerspalten, endigt aber unregelmäßig zugespitzt oder abgerundet. Bei der mäßig verengten Pupille berühren sich beide Anhänge und teilen das Pupillenlumen in eine temporale und nasale Partie ein.

Nach den Beobachtungen von E. Grynfeltt und A. Demelle (9) wird bei *Scyllium* und *Torpedo marmorata* eine ähnliche Trennung des Pupillenlumens gerade dadurch hervorgerufen, daß sich leichte Hervorragungen am dorsalen und ventralen Pupillarrande finden.

Bei der Betrachtung der inneren Seite der Iris auf den Präparaten, die nach der Semperschen Methode getrocknet sind, lassen sich manche Abweichungen vom Froschauge beobachten. Die Ciliarfalten sind zwar bei der Kröte ebenfalls sehr gut ausgeprägt und zeigen dieselbe Anordnung und das verschiedenartige Aussehen in den oberen, unteren, nasalen und temporalen Abschnitten der Corona ciliaris, wie im Auge des Frosches. Die Irisfalten unterscheiden sich dadurch, daß sie bei der Kröte kaum die Hälfte der Breite der Iris erreichen, während sie im Froschauge fast bis an den Pupillarrand gelangen. In der Mitte des oberen und unteren Abschnittes der Iris fehlen die Irisfalten überhaupt, so daß hier ventral und dorsal ein glattes Feld entsteht, welches vom Pupillarrand bis in die Corona ciliaris verläuft. Die mittleren Ciliarfalten, die dem glatten Felde entsprechen, sind ventral und dorsal wenig von den übrigen abgegrenzt, es erhebt sich hier ein breites Polster, an dem nur kleine Falten unterscheidbar sind. Der obere Anhang des Pupillarrandes (Textfig. 2) sieht wie eine reine Randbildung aus, er ruft an der Iris selber keine Veränderungen hervor. Der ventrale Anhang verhält sich anders, er stellt einen Knoten der hinteren Oberfläche der Iris dar und nur ein Teil, ungefähr eine Hälfte des Höckers ragt in das Pupillenlumen hinein (Textfig. 2). Ventralwärts endigt der Anhang meistens zugespitzt; er sieht also im allgemeinen wie der ventrale Pupillarknoten im Froschauge aus, setzt sich aber in keine mittlere Irisfalte fort, da eine solche Falte der Kröte fehlt. Der ventrale Anhang im Auge der Kröte schmiegt sich eng an die Linsenkapsel an, ebenso wie der übrige Pupillarrand, deswegen ruft er die obenerwähnte starke Biegung des Pupillarrandes nach außen hervor, welche man schon im Auge des lebenden Tieres leicht beobachten kann.

Obgleich die Anhänge des Pupillarrandes bei der Kröte von vornherein so zu deuten sind, daß sie vollständig den Gebilden entsprechen, welche ich bei *Rana esculenta* unter der Bezeichnung der Pupillarknoten beschrieben habe, sind sie bei der Kröte anders gestaltet, höher entwickelt und offenbaren deutlicher ihre mögliche Funktion. Sie stellen, nach meiner Meinung, die Umbracula bzw. Opercula dar, welche wir bei manchen Fischen und Säugern finden. Auf den meridionalen Schnitten tritt deutlich ein Unterschied zwischen beiden Anhängen im Auge der Kröte hervor. Der obere Anhang ist als ein nach außen, der untere aber ein nach innen gerichteter Auswuchs der Iris zu bezeichnen. Übrigens sind sie fast gleich dick, vollständig schwarz pigmentiert und enthalten kleine Hohlräume, in welchen manchmal einige runde schwarze Zellen liegen.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der vorderen Hälfte des Auges der Kröte richtete ich die Aufmerksamkeit auf die Protractoren der Linse und auf die pupillären Anhänge. Die ersteren betrachtete ich für besonders untersuchenswert wegen der bekannten physiologischen Experimente von Th. Beer (1) über die Accommodation im Auge der Amphibien. Obgleich nach der Durchforschung des Auges des Frosches ich zur Überzeugung kam, daß die Untersuchungen von Th. Beer ihre Aufgabe richtig gelöst hatten, blieb bei mir immer noch die Aufgabe, die anatomischen Vorbedingungen, welche die positive Accommodation bei der Kröte in den Versuchen von Th. Beer ermöglicht hatten, zu eruieren.

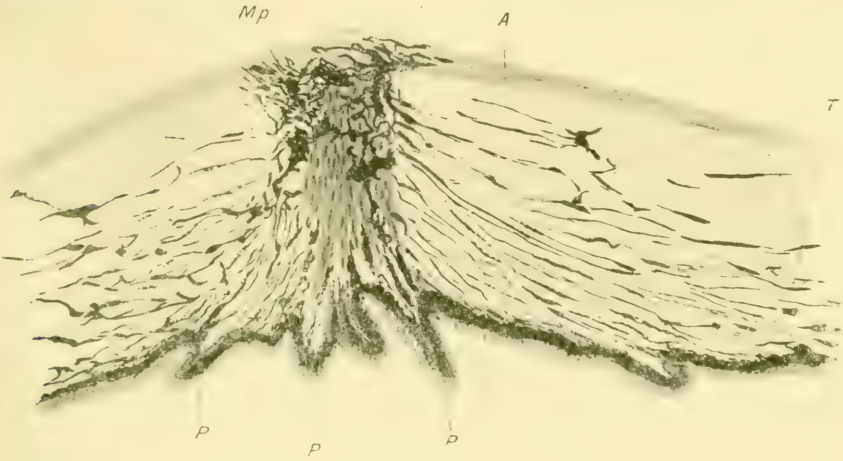


Textfig. 2.

Innere Oberfläche des Pupillarrandes von der Rückseite aus gesehen. Trockenpräparat nach der Semperschen Methode. Pupille erweitert. *N.d*, dorsaler Pupillaranhang; *N.v*, ventraler Pupillaranhang. Vergr. 15 mal.

Ich fand schon im Jahre 1905 beide Mm. protractores lentis bei der Kröte in derselben Lagerung wie beim Frosche und sogar in einem bedeutend mehr entwickelten Zustande. Das gegen die mittleren Ciliarfalten gerichtete Ende des Muskels (schrieb ich damals) zerfällt beim Frosch nur in kurze Bündel, bei der Kröte dagegen teilt es sich in lange, dünne Muskelfaserbündel, welche nasalwärts und temporalwärts (jedoch nicht nach oben und unten) divergieren und sich an Balken des Kammerdreieckgewebes anheften, welche weit von der Mitte entfernt sind. Das Scleraende des Muskels ist verhältnismäßig mehr verbreitert, als bei den von mir untersuchten Froscharten.

Diese Ergebnisse wurden an sehr beschränktem Material gewonnen, jetzt aber, nach der Untersuchung einer größeren Anzahl von Augen der Kröte kann ich mit vollem Recht die obere Beschreibung für richtig halten. Es ist selbstverständlich, daß dank der mächtigeren Entwicklung der Protractoren einige andere Besonderheiten im Bau der angrenzenden und in funktionellen Beziehungen mit ihnen stehenden Gebilde bemerkbar sind. Das Gebiet der corneo-scleralen Grenze ist dorsal und ventral in beträchtlicher Weise verdickt, diese Verdickung gehört aber weniger der Sclera selber als dem conjunctivalen Bindegewebe an. Die episcleralen Gefäße sind hier ebenso wie bei den von mir untersuchten Froscharten gelagert. Man findet auch die größeren Venenstämme in dem Gewebe der Sclera tief eingeschlossen.



Textfig. 3.

Schnitt durch den dorsalen Teil des Kammerdreiecks, welcher fast genau horizontal verläuft und den dorsalen M. protractor lentis längs trifft. Sublimat, Färbung nach v. GIESON. Vergr. 50mal. *A*, Annulus pericornealis; *Mp*, dorsaler M. protractor lentis; *P*, Zipfel der oberen mittleren Ciliarfalte; *T*, Gerüstwerk des Kammerdreiecks.

Im Kammerdreieck äußert sich der Unterschied zwischen Frosch und Kröte bei der letzteren im Vorhandensein der Pigmentzellen neben den schwarzen Melanophoren, die mit großen, leicht braungelblichen Pigmentkörnchen vollgestopft sind. Der andre Unterschied läßt sich in der Entwicklung der Grundplatte des Ciliarkörpers feststellen, welche bei der Kröte viel mächtiger erscheint.

Es sind also die Bestandteile des Auges, welche zur Anheftung der Protractoren bestimmt sind, bei der Kröte fester als beim Frosch gebaut. Übrigens sind die Balken des Kammerdreieckgewebes fast ebenso zart und in derselben Anordnung wie beim Frosch gelagert. Die Leucocyten finden sich im Kammerdreieckgewebe hauptsächlich in den Lücken zwischen den Balken, ebenso oft und in großer Menge, wie beim Frosch.

Das Blutgefäßnetz der Chorioidea erstreckt sich sehr weit distalwärts, in das Gewebe des Kammerdreiecks, so daß an manchen Stellen des oberen oder unteren Abschnittes des Ciliarkörpers der M. tensor chorioideae von der Sclera durch ein Gefäßlumen abgetrennt wird und der Sinus Schlemmii nur als das vorderste Gefäß des chorioidalen Netzes erscheint. Er wird dabei nur durch die Struktur seiner Wände von den übrigen Gefäßen unterscheidbar.

Hinter dem Schlemmschen Sinus liegt ein circuläres Bündel des M. tensor chorioideae, ein anderes circuläres Bündel liegt inmitten der meridionalen Fasern. Jenes erste circuläre Bündel habe ich beim Frosch gefunden, das zweite aber nicht.

Es gibt bei der Kröte einen M. tensor chorioideae dorsalis und einen M. tensor chorioideae ventralis, ebenso wie einen Sinus Schlemmii dorsalis und einen ventralis.

Die beiden Mm. protractores lentis haben bei der Kröte dasselbe Aussehen. Ihre Anheftungsstelle an die Sclera ist verbreitert in der horizontalen Richtung; die glatten Muskelfasern verlaufen hier teils parallel der Sclera, teils biegen sie nach oben bzw. unten und einwärts um und sammeln sich endlich zum ungefähr cylindrischen Körper des Muskels. Manchmal wird er durch gesonderte, dünnere Ursprungsbündel verstärkt, die nicht von der Sclera, sondern von den vordersten Balken des Gerüstes des Kammerdreiecks entspringen.

Das gegen den Ciliarkörper gerichtete Muskelende spaltet sich in mehrere spitz auslaufende Bündelchen, die nasalwärts und temporalwärts divergieren; die innersten von ihnen richten sich ein wenig pupillarwärts, sie verbinden sich mit den Bündeln der bindegewebigen Fasern der Grundplatte des Ciliarkörpers und werden voneinander durch die reihenweise angeordneten Pigmentzellen abgetrennt.

Die Fortsetzung der Grundplatte des Ciliarkörpers zieht zum Muskel, und die Schicht des Bindegewebes, von genau demselben Aussehen wie die Grundplatte des Ciliarkörpers, bedeckt die äußere Seite des Muskels und begleitet ihn fast bis zur Sclera. In dieser Schicht liegen die Pigmentzellen, die durch ihre mehr verzweigten Fortsätze sich von den Pigmentzellen der vordersten Balken des Gerüstwerks des Kammerdreiecks leicht unterscheiden lassen.

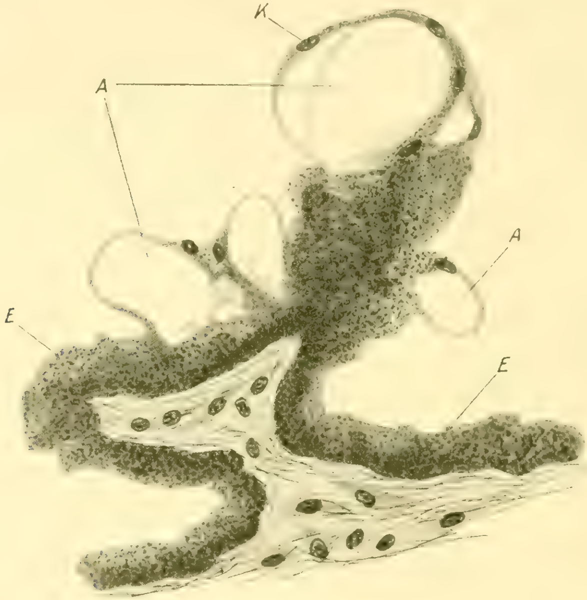
Was aber bei der Kröte besonders schön ausgeprägt ist, sind die Beziehungen des Muskels zu den Balken des Gewebes im Kammerdreieck (Textfig. 3). Die Balken sind streng nach der Richtung des

Zuges, den der M. protractor lentis auf sie ausüben soll, orientiert, das Zusammenziehen des Muskels soll den ganzen betreffenden (dorsalen oder ventralen) Abschnitt des Ciliarkörpers in Bewegung bringen. Obgleich ich die ähnliche Anordnung der Balken schon beim Frosch bemerkt hatte, habe ich jedenfalls beim Frosch niemals diese Anordnung so klar ausgesprochen gefunden, wie sie bei der Kröte in der dorsalen Augenhälfte zutage tritt. Dank der zahlreicheren Anheftungsgriffel soll der Muskel bei der Kröte über ein weites Gebiet des Ciliarkörpers den Druck ausüben, während beim Frosch der Muskel konzentriert ist und seine unmittelbare Wirkung nur auf das Gebiet der mittleren Ciliarfalte beschränkt wird. Nach meiner Meinung steht die schwache Differenzierung der mittleren Ciliarfalten bei der Kröte in Übereinstimmung mit diesem Verhalten des M. protractor lentis.

An den Schnittserien durch das Auge der Kröte, welches mit dem Gemisch von FLEMMING fixiert wurde, ist es mir geglückt, einen den M. protractor lentis ventralis versorgenden Nerv zu verfolgen. Die Arteria hyaloidea wird auf ihrem Verlauf durch die Chorioidea bis zum Kammerdreieck von einigen aus den Nervi ciliares entspringenden Nervenstämmchen begleitet. Im Kammerdreieck verläuft ein Nervenbündel über der Arterie, ein andres unter ihr. Ungefähr an der endgültigen Umbiegungsstelle der Arterie scheidet sich vom oberen Nervenbündel ein sehr dünnes Bündelchen, welches in circulärer Richtung direkt zum M. protractor ventralis verläuft und sich in die innere Hälfte des letzteren einsenkt. Die Hauptbündel verlassen ebenfalls die Arterie und verlaufen im Kammerdreieck in circulärer Richtung. Ihr Endschicksal und die Versorgung des oberen Muskels konnte ich nicht verfolgen.

Fast bei jedem Exemplar der Kröten findet sich eine merkwürdige Umbildung der Epithelzellen (Textfig. 4) des inneren Blattes im Bereich der unteren mittleren Ciliarfalte. Die Zellen sind hier blasig aufgequollen, so daß dünnwandige Blasen entstehen, die mit coaguliertem Secret gefüllt sind. Soviel ich mich überzeugen konnte, entstehen die Blasen nicht in den Zellen, sie sind also keine intracellulären Vacuolen, stellen aber, wahrscheinlich, Ansammlungen von flüssigem Secret zwischen den beiden Epithelblättern der Falte dar. Dank dieser Ansammlungen werden die Epithelzellen des inneren Blattes vom äußeren Blatt abgehoben und in die dünne sphärische Umhüllung der Secretblasen umgewandelt.

Sehr bemerkenswert ist vor allem der Bau der Pupillaranhänge. Die beiden Anhänge sind fast ausschließlich aus Epithelzellen zusammengesetzt. Die Zellen stellen die umgeformten Zellen der Augenblase dar. Wie es für den oberen Anhang nicht anders zu erwarten ist, bietet die epitheliale Zusammensetzung des ventralen Anhangs die wichtige Eigentümlichkeit des Krötenauges. Beim Frosch ist der ventrale Anhang aus derbem Bindegewebe zusammengesetzt, er bietet aber im embryonalen Zustande ebenfalls eine Verdickung des Randes der sekundären Augenblase, besteht also demgemäß aus epithelialen Zellen. Das Auge der Kröte ist in dieser Beziehung primitiver gebaut, als dasjenige des Frosches. Der ventrale Anhang bei der Kröte ist jedenfalls ziemlich resistent. Es lassen sich an ihm die innere Lamelle bzw. Kapselschicht und das äußere Zellenlager (Fig. 2, Taf. XXVI) unterscheiden.



Textfig. 4.

Blasig aufgetriebene Zellen des inneren Blattes des Epithels der ventralen mittleren Ciliarfalte, senkrechter Schnitt, Vergr. 450mal. *A*, Hohlräume, die mit Secret gefüllt sind; *K*, Kern der Epithelzelle des inneren Blattes; *E*, Epithel.

Die innere Lamelle ist eine Schicht, welche aus polygonalen, platten Zellen gebildet wird; die Zellen sind mit plattgedrückten Kernen versehen. Diese Schicht liegt der Linsenkapsel an. Am Rande des Anhangs geht die innere Lamelle in das äußere Zellenlager über, während sie in ihrer übrigen Ausdehnung recht scharf von diesem Lager abgegrenzt ist. Die Lamelle unterscheidet sich vom Lager noch dadurch, daß am meridionalen Querschnitt des Auges die Kerne ihrer Zellen regelmäßig länglich oval und von derselben Größe sind. Vom äußeren Zellenlager wird die Lamelle teilweise durch Spalten, die mit Flüssigkeit angefüllt sind, abgetrennt.

Im äußeren Zellenlager stellen nur die äußersten bzw. vordersten Zellen eine kontinuierliche Schicht dar, die sich meistens sehr deutlich in die Schicht des M. dilatator fortsetzt. Die übrigen Zellen des Lagers sind in solcher Weise zusammengefügt, daß sie Balken bilden, welche mehr oder minder locker angeordnet sind. In dieser Anordnung fehlt jede Regelmäßigkeit, die Balken sind verschieden dick, und die Zellen variieren in ihrer Größe und Gestalt. Ihre Kerne sind ebenfalls von verschiedener Größe, bald kreisförmig, bald länglich oval oder mondförmig. An manchen Stellen liegen die Zellen gruppenweise, an andern sind sie in einschichtige Lamellen zusammengefaßt. Die meisten haben eine unregelmäßige kubische Form, einige bilden Fortsätze, durch welche sie miteinander zusammenhängen. Die Zellgrenzen lassen sich nicht überall deutlich sehen, dort aber, wo sie gut bemerkbar sind, befindet sich in den intercellulären Räumen eine Substanz, welche sich nach der Bleichung des Präparates mittels Chlorwassers mit dem Eisenhämatoxylin sehr intensiv färbt. Alle Räume zwischen den Zellen und Balken oder Zellensträngen sind mit körnig coagulierter Flüssigkeit angefüllt.

Ich muß noch erwähnen, daß die Art und Weise der Verteilung der Balken und die Größe der Zwischenräume in höchstem Grade individuell verschieden sind. Bei manchen Kröten war der ventrale Anhang sehr dicht mit den Epithelzellen angefüllt, bei andern Exemplaren sah ich große Zwischenräume, in deren Flüssigkeit nur vereinzelte isolierte, sehr schwarze runde Zellen (keine Leucocyten!) liegen.

Die bindegewebige Schicht der Iris, Stroma iridis, setzt sich zusammen mit dem vorderen Irisepithel auf die äußere Fläche des Anhangs fort. Die sehr dünne bindegewebige Lamelle bedeckt ungefähr die untere Hälfte des Anhangs. Die Lamelle besteht aus dünnen und spärlichen bindegewebigen Fasern, einigen bindegewebigen Zellen und undeutlichen, wenig differenzierten Endothelzellen. Die Beteiligung des Bindegewebes an der Zusammensetzung des ventralen Anhangs ist eine minimalste. Weder die Zellen der inneren Lamelle noch die des äußeren Lagers zeigen auf meinen Präparaten eine besondere Differenzierung des Protoplasmas; in einigen Zellen des äußeren Lagers sind intensiver färbbare Körnchen bemerkbar, die etwas anders aussehen, als die abgebleichten Pigmentkörnchen. Letztere füllen außerordentlich dicht den Zellkörper aus.

Da das äußere Zellenlager sehr deutlich eine Fortsetzung der Schicht des M. dilatator vorstellt, gibt es keinen Zweifel, daß die innere Lamelle des Anhangs eine direkte Fortsetzung des inneren Epithelblattes der Iris bildet. Aus diesem Grunde behaupte ich, daß der ventrale Anhang des Pupillarrandes bei der Kröte durch Umbildung der Zellen der Augenblase entsteht und die Spalten, welche zwischen der inneren Lamelle und dem äußeren Zellenlager existieren, nichts andres sind, als die Reste eines Randsinus, welcher oft bei der Entwicklung und der Regeneration des Irisrandes bemerkbar ist.

Auf den meridionalen Querschnitten des ventralen Anhangs fehlen die Fasern des M. sphincter pupillae; sie fehlen also dem Gebiet des Anhangs vollständig, treten aber in der Iris gleich nasal und temporalwärts von ihm auf, indem sie mit ihren Enden mit der äußeren Schicht des äußeren Zellenlagers verbunden sind. Die Fasern des M. dilatator pupillae gelangen ebenfalls nicht in den ventralen Anhang unmittelbar, sondern hören schon in der Iris selber auf. Innerhalb des Anhangs sind jedenfalls keine muskulösen oder muskelähnliche Elemente vorhanden.

Im allgemeinen ist der dorsale Anhang (Fig. 3, Taf. XXVI) ähnlich zusammengesetzt, jedoch sind in seinem Bau auch deutliche Besonderheiten vorhanden. Eine ganze Menge der epithelialen Zellen des Anhangs ist ebenfalls in einer inneren Lamelle und in einem äußeren Zellenlager angeordnet. Da das ganze Gebilde vollständig nach außen von der Iris in die Vorderkammer hervorragt, ist der Übergang der inneren Lamelle in das innere Blatt des Epithels der Iris ausgesprochener, die Übergangszone zwischen dem Dilatator und dem äußeren Zellenlager ist aber komplizierter gestaltet.

Ich kann jedenfalls angeben, daß die Fasern des M. sphincter pupillae bei der Kröte den unmittelbaren Anschluß an die Epithelzellen der Iris vollständig bewahren. Die innere Epithelschicht biegt sich vollständig um, indem sie mehr in das Pupillenlumen vordringt als das vor ihr liegende Stroma, und sich unmittelbar an die Sphinkterfasern anschließt. Die Schicht der Fasern des M. sphincter stellt eine dünne Platte dar, im Gebiet des oberen Anhangs werden die Sphinkterfasern zu einem minder breiten Bündel zusammengefaßt. Dieses Bündel hat auf dem meridionalen Querschnitt des Auges eine annähernd cylindrische Gestalt, ist sehr deutlich von den anliegenden Teilen abgegrenzt, verliert aber an seiner inneren Seite nicht den Anschluß an das äußere Blatt des Irisepithels, während es sich pupillarwärts an das äußere Zellenlager anschließt.

Nach dem Gesagten kann man behaupten, daß der M. sphincter pupillae hier in das äußere Blatt des Irisepithels eingeschlossen wird und das äußere Zellenlager des dorsalen Anhangs vom M. dilatator abtrennt.

Die innere Lamelle des dorsalen Anhangs zeigt deutliche Differenzierungen nur im Körper des Anhangs, in den Fortsätzen desselben sehen die Zellen der inneren und äußeren Seite sehr ähnlich aus. Zwischen den Zellen des äußeren Zellenlagers und der inneren Lamelle befinden sich große unregelmäßig begrenzte Hohlräume, die meistens mit Coagulum angefüllt sind. In diesen Hohlräumen trifft man sehr oft isolierte, runde Zellen, welche nach ihrem Kern und Aussehen vollkommen den epithelialen Zellen des äußeren Zellenlagers homolog sind.

Die balkenähnliche Anordnung der Zellen tritt im oberen Anhang seltener auf. Ungeachtet der oben erwähnten Hohlräume liegen die Zellen meistens dicht aneinander, indem sie mehr oder minder deutlich voneinander abgegrenzt sind. Ich bemerke aber einen gewissen Unterschied zwischen den Zellen der äußeren Schichten und centralen Zellen, welcher im unteren Anhang nicht so scharf ausgesprochen ist. Die Kerne der äußeren Zellen bewahren auf den Hämatoxylinpräparaten ihre typische Struktur und eine regelmäßige Verteilung der Chromatinkörnchen, die centralen Zellen sind dagegen meistens mit einem länglichen und sich intensiv färbenden Kern versehen, welcher fast eine einheitliche Chromatinmasse darstellt.

Das Bindegewebe nimmt am Bau des oberen Anhangs ebensowenig Teil, als im unteren. Die Fortsetzung des Stroma nach unten bedeckt das Sphincterbündel und gelangt bis in den nächsten Spalt an der äußeren Fläche des Anhangs. Das vordere Epithel der Iris ist auch hier weniger deutlich, als auf der Iris der Froscharten.

Dieser Beschreibung der allgemeinen Züge des Baues beider Anhänge will ich noch einige Beobachtungen hinzufügen, welche die feinere Struktur der Epithelzellen, welche die Anhänge aufbauen, betreffen.

Obgleich die äußeren Zellen des Zellenlagers die Fortsetzung des äußeren Epithelblattes der Iris darstellen, sind sie in manchen Beziehungen den Zellen des inneren Blattes der Pars iridica retinae ähnlich. Sie sind im Gebiet des Pupillarrandes der Iris ebenso länglich, parallel den Fasern des M. sphincter ausgezogen und besitzen die länglichen

Kerne. Die äußeren Zellen der Pupillaranhänge sind ebenfalls in die Länge ausgezogen und im großen und ganzen parallel dem Pupillarrande der Iris gelagert. Deswegen ist auf dem meridionalen Schnitt (Fig. 4, Taf. XXVI) in der Schicht der äußeren Epithelzellen des Anhangs eine reichere Felderung sichtbar und dabei ist sogar auf dem dicken Schnitt nicht in jedem Feldchen ein Kern zu sehen. Ob diesen länglichen Zellen, die so sehr den glatten Muskelzellen oder Sphinkterfasern ähneln, die Möglichkeit der Kontraktion zuzuschreiben ist, kann ich nicht angeben; nach dem verschiedenartigen Aussehen der Anhänge bei verschieden erweiterter Pupille stelle ich diese Möglichkeit nicht in Abrede. Irgendeine Fibrillierung der äußeren Zellen konnte ich jedenfalls nicht bemerken.

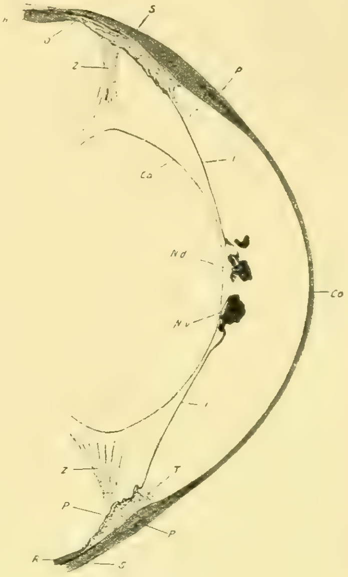
In den Fortsätzen des oberen Anhangs treten andre interessante Zellen auf, welche ebenfalls in der äußeren Schicht liegen. Manche Zellen wachsen stark nach innen aus, indem sie auf dem meridionalen Querschnitt oder überhaupt auf dem Querschnitt durch den Fortsatz (Fig. 4, Taf. XXVI) sehr ähnlich den Anfangsstadien der Umbildung der Zellen der Linsenanlage in die Linsenfasern aussehen. Die längsten (auf meridionalem Querschnitt des Auges) von solchen Zellen haben auch längliche Kerne, die senkrecht zu der Oberfläche des Fortsatzes stehen.

In Anbetracht des Vorkommens weitgehender individueller Verschiedenheit in der Verteilung der Balken in den Pupillaranhängen, versuchte ich festzustellen, ob nicht diese Verschiedenheiten mit dem Secretionsprozeß in den Zellen des Anhangs zusammenhängen. Nach dem Durchsehen der vielen Präparate kam ich zur Überzeugung, daß in den Zellen des Anhangs wirklich Secretionsvorgänge stattfinden. Nicht selten sieht man die Secretvacuolen im Protoplasma der Zellen selber. Sie erscheinen meistens neben dem Kern, wachsen aber bis zur Peripherie der Zellen an und wandeln sich dann in die intercellulären Vacuolen um.

Was aber die größeren intercellulären Hohlräume betrifft, welche mit einer Flüssigkeit ausgefüllt sind, so sind sie sicher durch die secretorische Tätigkeit der Epithelzellen hervorgerufen worden. Fast auf jedem Querschnitt des dorsalen und ventralen Anhangs finden sich alle Übergangsstufen von den winzigen hellen rundlichen Tröpfchen, die zwischen den Zellen liegen, bis zu den großen Räumen, in welchen die oben beschriebenen runden Zellen flottieren.

Eine bestimmtere Hinweisung der Beteiligung der Zellen am Wachstum dieser Hohlräume geben die Kerne der Epithelzellen. Ich sagte schon oben, daß im oberen Anhang die Kerne der peripheren Zellen sich von denen der centralen Zellen unterscheiden. Bei Anwendung der Ölimmersionen bemerkte ich in den Kernen der centralen Zellen in den beiden Anhängen weitere Variationen (Fig. 4, Taf. XXVI).

Jedenfalls sind viele innere Zellen mit Kernen versehen, die regelmäßig abgegrenzt und sphärisch sind und sich durch ein dichtes Chromatinnetz auszeichnen. Solche Kerne sind denjenigen der äußeren Zellen vollkommen ähnlich. Es sind auch massenhaft Kerne vorhanden, welche verschiedenartige Veränderungen zeigen. Sie nehmen eine halbkugelige oder hufeisenförmige Gestalt an, manche Zellen haben zwei kleinere Kerne, die wahrscheinlich amitotisch entstehen. In solchen Kernen verschmelzen die Chromatinkörnchen untereinander in eine einheitliche Masse, die sich intensiv färben läßt. Manchmal bemerkt man in diesen Kernen helle Vacuolen, dadurch erscheint der Kern ringförmig. Weiter ist der Kern in manchen Zellen zu einem unregelmäßigen Klümpchen zusammengeschrumpft; in andern Zellen ist nur ein schwach tingierbares Stückchen des Kernes geblieben, welches schließlich gänzlich verschwindet. In den runden Zellen der Binnenräume zeigen die Kerne ebensolche Umbildungen, die kernlosen Zellen sind ebenfalls in diesen Räumen vorhanden. Ich möchte nicht behaupten, daß die Umgestaltung des Zellenleibes parallel mit diesen Veränderungen des Kernes sich entwickelt, im großen und ganzen verläuft der Auflösungsprozeß im Protoplasma vieler Zellen bis zum vollständigen Verschwinden der Zellen. Ja, es kommt vor, daß Protoplasma sich schneller als der Kern derselben Zelle auflöst und in diesem Fall liegt der Rest des Kernes zwischen den übrigen Zellen.



Textfig. 5.

Senkrechter Durchschnitt des rechten Auges der Kröte. Sublimat. Färbung nach v. Gieson. Vergr. 10mal. *Ca*, Capsula lentis; *Co*, Cornea; *I*, Iris; *N.d*, dorsaler Pupillaranhang; *N.v*, ventraler Pupillaranhang; *O*, Orbiculus ciliaris; *P*, Processus ciliaris; *R*, Retina; *S*, Sclera; *T*, Kammerdreieck; *Z*, Zonula ciliaris.

Ich möchte gleich angeben, daß ähnliche Kernveränderungen auch im innern Epithelblatt der Iris und der Ciliarfalten vorkommen. Ich beobachtete diese Tatsache schon im Auge des Frosches und schrieb damals: »Die Kerne der inneren Epithelschicht erscheinen auf mit Chlor entfärbten Präparaten wie collabiert. Spezielle Untersuchungen würden hier vielleicht interessante Kernstrukturen finden, wenn dieser äußere Anblick nicht etwa ein Kunstprodukt ist.«

Dieselben Verhältnisse finde ich jetzt im Auge der Kröte wieder. Die Auflösung des Kernes kommt jedoch im Epithel des inneren Blattes der Iris viel seltener vor, als im Epithel des Anhangs.

Allem Gesagten zufolge muß man, nach meiner Vermutung, die Struktur der Anhänge für eine durch Secretion hervorgerufene halten, und von diesem Standpunkt aus erscheinen ihre individuellen Variationen vollkommen verständlich. Als eine neutrale Phase müssen wir eine dichte Anordnung der Zellen betrachten, die Balken und Hohlräume entstehen wahrscheinlich erst im Laufe der Secretion. Diese Variationen kommen im unteren Anhang in vollkommen derselben Weise, wie im oberen vor. In welcher Weise sich die während der Secretion abgesonderte Flüssigkeit in die Vorderkammer ergießt, ist schwer zu entscheiden. Direkte Verbindungen zwischen der vorderen Kammer und den Binnenräumen der Anhänge sind nicht vorhanden, es kommen nur die Intercellularräume in Betracht, sie sind aber durch Kittsubstanz geschlossen. Es bleibt schließlich zu vermuten, daß die äußeren Zellen des Anhangs die abgesonderte Flüssigkeit aufsaugen und sie wieder in die vordere Kammer abgeben und daß dieser Prozeß mit der Secretion nicht gleichzeitig vorkommt. Die äußeren Zellen zeigen ebenfalls veränderte Kerne, Secretvacuolen sind dagegen in ihnen sehr selten bemerkbar.

Hier schließe ich die sachliche Beschreibung der Anhänge des Pupillarrandes. Es ist aber geboten ihre funktionelle und morphologische Bedeutung durch detaillierten Vergleich mit gleichen Gebilden in den Augen der andern Tierarten zu beleuchten.

Vergleichendes.

Nach Beer (1) ist bei *Bombinator* der obere Pupillarrand mit einem bedeutend entwickelten Anhang versehen, welcher, nach der Meinung von Beer, die erforderliche Lichtverteilung im Augenhintergrunde bewirkt. Ich untersuchte diesen Anhang und fand, daß seine Struktur sehr gut mit der des Anhanges im Krötenauge übereinstimmt.

Die Opercula in den Augen der Fische sind schon vor langer Zeit bekannt geworden, wir besitzen jetzt die Mitteilung von Gryn-

FELTT und DEMELLE, welche die eingehende Bearbeitung der genannten Gebilde bringt (9).

Aus dem Inhalte folgt, daß die Homologie der Opercula mit dem Pupillaranhang der Kröte nicht annehmbar sei, denn das Operculum bei Fischen bestehe aus den Epithelschichten und dem Bindegewebe.

Ich möchte jedoch einwenden, daß eine partielle Homologie dieser Bildungen jedenfalls nicht abzulehnen ist. Die einfachsten Formen des Operculum bei den Fischen, wie bei *Trachinus* oder bei *Hippocampus* sind nichts anderes, als ein einfacher Vorsprung des Pupillarrandes, also der Hauptsache nach epitheliale Gebilde. Die Homologie wird durch das Aussehen des Epithels im Operculum wesentlich bestätigt. Auf den Schnitten durch die Ausstrahlungen des Operculums bei Rochen beschreiben die Autoren eine sehr bestimmte Differenzierung der Epithelzellen. Die Zellen der inneren Schicht sind kubisch und von der äußeren Schicht durch eine helle Spalte abgetrennt. Die Verfasser wollen diese Spalte der großen Brüchigkeit der basalen Enden der Zellen zuschreiben. Die Spalte wird aber mit den protoplasmatischen Fortsätzen der Zellen durchsetzt. Deswegen ist es, nach meiner Meinung, sehr gut möglich, daß hier genau dieselbe Anhäufung der Hohlräume, die mit dem Secret gefüllt sind, wie in den Anhängen des Pupillarrandes der Kröte vorhanden ist. Die Zellen der vorderen bzw. äußeren Schicht sind meistenteils cylindrisch und mit ovalen länglichen Kernen versehen; außerdem enthalten sie einen Fadenapparat, welcher, nach meiner Meinung, gerade die secretorische Tätigkeit der Zellen dokumentiert. Ich zweifle nicht, daß bei noch eingehenderer Untersuchung der Augen der frisch gefangenen und getöteten Tiere die weiteren histologischen Übereinstimmungen zwischen dem Epithel der Pupillaranhänge bei der Kröte und der Opercula der Fische nicht schwer zu finden sind.

Besonders wichtig ist aber die Tatsache, daß das Operculum in der Form der Traubenkörner sich bei Säugern wiederfindet. Nach LANGE (13) sind die Traubenkörner bei einigen Haustieren nicht nur am oberen, sondern auch am unteren Rande vorhanden. Beim Pferde sind sie aber am besten am oberen Rande ausgeprägt. Der Abhandlung von ZIETZSCHMANN (28) verdanken wir die neueste ausführliche Untersuchung der Traubenkörner unsrer Haussäugetiere. Die Traubenkörner beim Pferd liegen, wie üblich, der Beschreibung zugrunde. Nach den Angaben des Verfassers besitzen die einzelnen Zellen soviel es auf den depigmentierten Präparaten der Traubenkörner beim Pferd ersichtlich ist, einen meist kugelrunden oder zackigen Kern, der nicht selten in der Zweizahl vorhanden ist. Die Zellgrenzen sind meistens sehr deutlich sichtbar. An einzelnen Zellen finden sich im Protoplasma die Flüssigkeitstropfen, welche anfangs ganz klein sind, später größer werden, teilweise miteinander zusammenfließen und so einen großen Teil der Zelle einnehmen können.

Die Flüssigkeit ergießt sich schließlich zwischen die einzelnen Zellen unter Verdrängung des Protoplasmas. Es entstehen auf diese Weise an einer der Oberflächen der Zelle unregelmäßig geformte helle Räume, die an zwischenzellige Secretcapillaren erinnern. Gleichzeitig damit verlaufen am Kerne die Auflösungsvorgänge, nach Ablauf derselben schrumpft der Kern zu einem unregelmäßigen, nur schwach tingierten Klumpen zusammen oder er ist schließlich gänzlich verschwunden. Nach Ablauf des Prozesses bleiben teils unregelmäßig geformte, teils rundliche Räume zurück; die Größe dieser Hohlräume schwankt im hohen Grade und von den scharf begrenzten homogenen Gebilden in der Größe einer Epithelzelle gibt es alle Übergänge bis zu den großen Räumen innerhalb der verschmolzenen Zellbalken.

Es ist vollkommen klar, daß in den Epithelzellen der Traubenkörner genau dasselbe histologische Bild auftritt, welches ich im Pupillaranhang der Kröte fand. Die Abweichung von dem Auge der Kröte besteht beim Pferd darin, daß hier noch andre Räume vorhanden sind, welche die Blutgefäße und spärliches Bindegewebe in deren Umgebung enthalten. Aber das Bindegewebe nimmt jedenfalls bei der Kröte einen Anteil am Bau des Anhanges.

Ich führe nur noch eine Stelle aus der Abhandlung von ZIETZSCHMANN an, um zu zeigen, welche vollkommene, ins einzelne gehende Übereinstimmung zwischen den betreffenden Verhältnissen beim Pferd und bei der Kröte bemerkbar ist: »Hier möchte ich nicht versäumen zu erwähnen, daß man auch am Epithel der Pars ciliaris retinae ganz ähnliche Vorgänge an einzelnen Zellen ablaufen sieht . . . Es müssen also auch hier secretorische Prozesse sich abspielen, was v. EBNER schon für die unpigmentierten Zellen der Pars ciliaris retinae andeutet.«

Die Übereinstimmung geht noch weiter. ZIETZSCHMANN bemerkte im Traubenkorn beim Pferde größere Bezirke mit veränderten Zellen, deren Protoplasmaleiber zu einer einzigen trüben kernlosen Masse verschmolzen waren. In der Übergangszone dieser Bezirke zum Normalen fand der Verfasser eigenartige Zellen, welche fast vollständig rund waren, sich von der Umgebung deutlich abhoben und das Pigment weniger gut als die übrigen abgegeben hatten. In diesen Zellen liegt der Kern plattgedrückt am Rande des Leibes. Es ist nicht besonders zu betonen, daß ähnliche runde Zellen in den größeren Binnenräumen der Anhänge der Iris bei der Kröte vorkommen.

Die weitere Übereinstimmung spricht sich noch klar in den Variationen aus, welche bei den verwandten Säugerarten vorkommen. Bei der Ziege, zum Beispiel, nach den Angaben von ZIETZSCHMANN, tritt der epitheliale Anteil in der Form der schmalen Umgrenzungswände um die Hohlräume auf, die mit zartem zahlreichen fibrillären Bindegewebe mit spärlichen Blutgefäßen angefüllt sind. Im unteren Anhang der Iris beim Frosch nimmt das Bindegewebe, nach meinen Untersuchungen jedenfalls ohne Blutgefäße, gegenüber dem epithelialen Anteil ähnliche Stellung ein wie bei der Ziege. Nach den Angaben von GRYNFELTT und DEMELLE (9) sind die Opercula bei den Fischen manchmal rein epitheliale Gebilde, in andern Fällen — wie beim Rochen — nehmen alle Schichten der Iris am Aufbau des gelappten Operculums teil.

Nach den oben angeführten Angaben stellt sich als ein unzweifelhaftes Ergebnis heraus, daß am Irisrande der Wirbeltiere eigentümliche Anhänge vorkommen, die in erster Linie eine Wucherung der Pars iridica retinae und zwar des Gebietes des Umschlags des inneren Blattes in das äußere darstellen. Diese Anhänge können am oberen ebenso, wie am unteren Pupillarrand erscheinen. Es würde, nach meiner Meinung, zweckmäßig sein, solche Anhänge mit einem bestimmten Namen bezeichnen, welcher ihre Homologie betonen muß. Die bis jetzt üblichen Bezeichnungen: Operculum, Umbraculum, Granula iridis drücken ein zu lokales Verhältnis dieser Gebilde aus. Unter diesen Namen klingt Umbraculum am indifferentesten und spricht die allgemeine Funktion, die in der Verminderung der Beleuchtung des Augenhintergrundes besteht, richtig aus. Deswegen werde ich in den folgenden Zeilen vom Umbraculum dorsale und Umbraculum ventrale der Kröte sprechen.

Die morphologischen Beziehungen zwischen den Formen, die das Umbraculum ventrale bei einigen Wirbeltieren annimmt, wurden noch sehr wenig berücksichtigt. In meiner Arbeit über das Auge des Frosches verfolgte ich die Entwicklung des ventralen Umbraculum (bzw. Knotens). Bei der Larve der *Rana esculenta* besteht die Anlage des Umbraculum ventrale aus zwei Teilen, einem eparteriellen und einem Pupillenteil. Der Pupillenteil stellt eine Verdickung des Irisrandes dar, welcher auf diesem Stadium nur aus den ectodermalen Elementen zusammengesetzt wird und dabei vollkommen der Anlage des Umbraculum dorsale ähnlich ist.

Der eparterielle Teil ist dicker, in der Mitte gewöhnlich weniger pigmentiert als an der Peripherie und besteht aus mehr als zwei Schichten von Epithelzellen. Da die Bahn der Arterie des Glaskörpers im Ciliarkörper diejenige Stelle bezeichnet, an welcher in früheren Stadien die Augenspalte und dann eine Furche der ventralen Wand des Augenbechers existiert, so darf man den eparteriellen Teil der Anlage als dem Gebiete der Augenblasenspalte angehörig betrachten. Die Arterienöffnung und das Umbraculum ventrale liegen erst temporal, und nur beim weiteren Wachstum der Larve werden sie in die Mitte des ventralen Abschnittes des Auges verlagert. Bei einer Kaulquappe kurz vor der Metamorphose bleibt nur der Pupillarknoten erhalten, welcher nunmehr aus nicht weniger als vier Zellschichten besteht. Der eparterielle Teil des Knötchens ist jetzt stark in die Länge ausgezogen, wobei er das zweischichtige Epithel eines Teiles der mittleren unteren Ciliarfalte bildet.

Ich schlage vor, diesen Entwicklungsgang des Umbraculum ventrale, welcher bei der Kröte nach meinen Untersuchungen derselbe ist, mit der Entwicklung des Musculus retractor lentis im Auge des Fisches zu vergleichen. Nach den Angaben von Nussbaum (14), geht die Differenzierung dieses Muskels an der Augenblasenspalte und den begrenzenden Rändern der Augenblase vor sich. Auf einem gewissen Entwicklungsstadium wird der apicale Rand lateral im Auge länger und an seiner Spitze dicker. Dank der Verwachsung der lateralen Teile der Ränder der Augenblasenspalte entsteht ein Knoten, dessen Zellen sich in die glatten Muskelfasern umwandeln, während die peripheren Zellen pigmentiert bleiben und die ganze Anlage umhüllen. Die Versorgung mit Blutgefäßen folgt durch die offen gebliebene Partie der Augenblasenspalte.

Die Beziehungen zwischen der Eintrittsstelle der Blutgefäße in den Glaskörperraum und der Anlage des M. retractor lentis zeichnen sich dadurch aus, daß die Anlage des Muskels distal, die Eintrittsstelle der Gefäße proximal liegen. Zwischen diesen Gebilden entsteht weiter noch die Anlage des Processus falciformis.

So weit Nussbaum. Im Auge der schwanzlosen Amphibien bewahrt, nach meinen Beobachtungen, die gegenseitige topographische Lagerung des eparteriellen Teils des Umbraculum ventrale und der Eintrittsstelle der Arteria hyaloidea in den Glaskörperraum dieselbe Regelmäßigkeit, wie beim Fisch: der eparterielle Teil liegt distal, die Arterie proximal. Nehmen wir an, daß die eparterielle Verdickung im Anurenauge der Anlage des M. retractor lentis homolog ist, so müssen wir die Anlage des Processus falciformis bei den Anuren als vollständig verschwunden ansehen. Es bleibt aber die Frage übrig, ob wir die ganze Anlage des Umbraculum ventrale bei den Anuren mit der Anlage des M. retractor lentis vergleichen sollen, oder ob nur der eparterielle Anteil des embryonalen Umbraculum hier diese Rolle spielt, mit andern Worten, ob das Umbraculum ventrale der erwachsenen Anuren dem M. retractor lentis der Fische homolog ist?

Es ist jedenfalls klar, daß für die endgültige Entscheidung der vorliegenden Frage das vorhandene Material noch längst nicht hinreichend ist. Man muß die Entwicklung des M. retractor lentis bei verschiedenen Fischarten untersuchen. Nach den Angaben von NUSSBAUM steht beim Lachs die Anlage des M. retractor lentis nur anfänglich mit dem Rande der Iris im unmittelbaren Zusammenhange, später aber rückt sie vom Rande proximalwärts aus.

Einige wertvolle Winke erhalten wir aus den Beschreibungen der Augen der erwachsenen Fische. Nach den Angaben von H. VIRCHOW (25), finden sich bei den Fischen verschiedene Variationen des Verhaltens des M. retractor lentis bzw. der Campanula zur Iris.

Während bei manchen Fischen der Muskel keinen Zusammenhang mit der Iris zeigt und eigentlich im ciliaren Gebiet des Auges liegt, gehört dieser Muskel bei einigen Fischen dem Gebiet der Iris sensu strict. an. So reicht beim Stör der Linsenmuskel in der Form des schwarzen Knötchens vom Ciliarrande bis zu halber Höhe der Iris hinauf und ist fest mit der letzteren verbunden.

Sehr originell ist der Linsenmuskel beim Karpfen gestaltet. Hier wird der Muskel auf der Iris vermittels einer Leiste befestigt, die fast bis an den Pupillenrand aufsteigt. Beim Lachs hängt der Stiel des Muskels mit der Iris zusammen, indem die Ausdehnung dieser Verbindung etwa den vierten oder fünften Teil der Entfernung vom Irisrande bis zum Pupillarrande beträgt.

Am Selachierauge hat in letzter Zeit V. FRANZ (5) auch für unsre Frage sehr wichtige Beobachtungen gemacht. Durch seine Untersuchung wird das stetige Vorhandensein des Linsenmuskels auch im Selachierauge bestätigt, der Muskel ist aber hier ohne den Processus falciformis vorhanden. Der Linsenmuskel im Auge der Selachier ist im Fortsatz des Corpus ciliare eingeschlossen, welcher entweder wesentlich innerhalb des Corpus ciliare liegen kann, oder auch pupillarwärts auf die Iris rückt.

Bei *Acanthias* und *Spinax* liegt der Linsenmuskel, nach den Beobachtungen von V. FRANZ, fast am Pupillarrande, bei *Spinax* ist er bis an den Rand gerutscht. Soviel aus den Zeichnungen des Verfassers ersichtlich ist, stellt beim letzten Fisch der Linsenmuskel einen Teil des Pupillarrandes der Iris dar. Aus den Angaben des Verfassers folgt, daß die Iris an der entsprechenden Stelle sich um etwa $^1/_2$ mm gegen den Glaskörperraum einbiegt. Hier ragt auch wie an den übrigen Stellen der Iris das Pigmentepithel nach der Pupille zu über den mesoblastischen Teil der Iris hinaus und bildet einen Muskel, der sich jedoch an die Linse, etwas vor ihrem Äquator festsetzt und daher bei diesem Fisch nicht als Sphincter oder Dilatator, sondern als Linsenmuskel aufgefaßt werden muß. Er wird nur von den Zellen des äußeren Blattes der Pars iridica retinae gebildet. Durch seine Lage und die Angehörigkeit zu dem Pupillarrande der Iris ist nach meiner Meinung der Linsenmuskel bei *Spinax*, wahrscheinlich, dem Pupillarteil der Anlage des Umbraculum ventrale bei den Froscharten homolog, oder man muß annehmen, daß die ganze Anlage des Linsenmuskels der ganzen Anlage des Umbraculum entspricht.

Bei dieser letzten Auffassung stellt die Differenzierung der Pupillarverdickung und der eparteriellen Verdickung eine sekundäre Tatsache dar ebenso, wie die Angehörigkeit des Linsenmuskels zu dem Ciliarkörper oder dem ciliaren Rande der Iris eine sekundäre Erscheinung ist. Der morphologische Grund für solche sekundäre Differenzierung liegt, nach meiner Meinung, auf der Hand. Im Urodelenauge gibt, nach meinen Beobachtungen, der eparterielle Anteil des Umbraculum einen Fortsatz ab, welcher in sich einen M. protractor lentis birgt. Es ist wahrscheinlich, daß die eparterielle Verdickung der Iris bei Anuren das Rudiment dieses Fortsatzes darstellt, welcher bei Urodelen noch eine Besonderheit zeigt; diese Besonderheit ist für den Vergleich des Umbraculums mit dem Linsenmuskel der Fische von Bedeutung.

Bei Urodelen hat nämlich der einzige ventrale Ciliarfortsatz, welcher beim Salamander bis an die Linsenkapsel reicht, einen Spalt der retinalen Blätter an seiner Kuppe. Der Spalt ist jedenfalls ganz geschlossen und wird nur dadurch bemerkbar, daß die beiden Blätter des Epithels an dieser Stelle ineinander übergehen. Ich möchte aber die Gelegenheit nicht aus der Hand lassen auch in dieser Beziehung eine merkwürdige Ähnlichkeit mit den Verhältnissen im Auge der Fische zu betonen. Nach den Angaben von V. Franz (5) sind im Auge der Selachier, wenn der den Linsenmuskel tragende Fortsatz des Ciliarkörpers der Linsenkapsel breit anliegt (*Mustelus*), die beiden Retinalblätter an seiner Kuppe zurückgewichen, so daß das Bindegewebe des Fortsatzes mit der Linse in die direkte Berührung gelangt.

Beim Salamander sieht die entsprechende Stelle des einzigen Ciliarfortsatzes auf meinen Präparaten so aus, daß nur die unmittelbare Berührung des Bindegewebes mit der Linsenkapsel aufgehoben ist, sonst aber die vorhandene Spalte dem Zurückweichen der retinalen Epithelblätter im Selachierauge genau entspricht.

Nach alledem sind, nach meiner Auffassung, der Ciliarfortsatz mit dem Linsenmuskel bei Fischen und Urodelen auf der einen Seite, und der ventrale Irisanhang, Umbraculum ventrale, bei Anuren auf der andern Seite nur die Varianten derselben Anlage — des Umbraculum ventrale des Randes der sekundären Augenblase. Die reine Umbraculumfunktion blieb nur dem ventralen Umbraculum im Auge der Säugetiere eigen, während bei Fischen und Urodelen das Umbraculum ein Bewegungs- und Spannungsorgan, bei Amphibien, vielleicht eine Schutzvorrichtung des Pupillarrandes der Iris (22) darstellt. Hess (11) vermutet noch eine Funktion der Randknötchen bei Anuren, sie müssen nämlich die Verbindung der vorderen Kammer mit dem Glaskörperraum offen halten, deswegen fließt beim Vortreten der Linse bei der Accommodation die Flüssigkeit aus der Vorkammer unbehindert in die hintere Kammer.

Die secretorische Tätigkeit kommt wahrscheinlich dem Epithel des Umbraculum ventrale zu bei allen seinen Modifikationen, welche wir in den Augen der Wirbeltiere finden können.

Weniger klar ist die funktionelle Bedeutung des Umbraculum dorsale, welches morphologisch minder variabel als das Umbraculum ventrale ist.

Bei *Bufo agua* beschreibt Hess (11) am oberen Rande der Iris (auch bei *Bufo viridis*) ein Knöpfchen, welches der hinteren Fläche der Iris aufsitzt und ebenso, wie der ventrale Anhang, die Verbindung der Räume vor und hinter der Iris offen erhält. Für *Bufo cinereus* trifft diese Auffassung, nach seiner und meiner Beobachtung, nicht zu. Bei diesem Tier ruft das Umbraculum dorsale keine Hervorragung an der Rückseite der Iris hervor. Die Secretion scheint jedoch eine allgemeine Tätigkeit der Zellen des Umbraculum dorsale zu sein, die von Hess für *Bufo agua* vermutete mechanische Bedeutung fehlt dem Umbraculum dorsale bei *Bufo cinereus.* Bei Reptilien und Vögeln fehlen die secernierenden Umbracula überhaupt, es sind aber im Inneren der Augen bei diesen Tieren solche Vorrichtungen, wie Fächer und Zapfen, vorhanden, die ihrerseits secretorische Tätigkeit entwickeln können.

Bei Säugern lassen sich die Rudimente des Fächers (Tretjakoff 23) gleichzeitig mit den Umbracula auffinden, aber nur bei einigen Tieren. Nach meiner Erfahrung ist ein solcher Fall im Auge von *Saiga tatarica* gegeben.

Schon bei Selachiern treffen wir den dorsalen Anhang in der höchst differenzierten Form des Operculum der Rochen. Nach V. Franz (5) sind die Fortsätze des Operculum des Rochen sogar mit Muskelzellen versehen. Bei der Kröte, nach meiner Beobachtung, sind die äußeren Zellen des Anhangs auch den Muskelzellen sehr ähnlich und langgestreckt. Bei Säugern sind alle Zellen der dorsalen Anhänge secretorisch.

Wenn mit dem Umbraculum ventrale die Frage nach seiner Homologie mit dem Linsenmuskel der Fische verknüpft wird, liegt bei dem Umbraculum dorsale seine morphologische Bedeutung in seiner Beziehung zur Frage über die Linsenregeneration. Das Umbraculum dorsale nimmt am Pupillarrande der Amphibien die Stelle ein, wo nach dem Entfernen der Linse eine neue Linse aus den Zellen der Augenblase entsteht.

Es ist jetzt eine schon zu bekannte Tatsache, daß bei Embryonen von Fischen und Amphibien anstatt der entfernten Linse eine neue durch Wucherung des Epithels der Pars iridica retinae am oberen Pupillarrande sich bildet. Die Wucherung ruft dabei die Entpigmentierung der Anlage der neuen Linse hervor und die Anordnung der Zellen ist eine solche, daß sie vollkommen dasselbe Bild bietet wie eine aus dem Ectoderm der Haut sich bildende Linse.

Ich will jetzt zunächst verfolgen, ob diese künstlich erzeugte Wucherung dem normal vorhandenen Umbraculum dorsale homolog sein kann. Für die Vergleichung eignen sich am besten die Angaben von A. Fischel (3, 4), da dieser Verfasser nicht nur die sauber und direkt verlaufende Regeneration der Linse, sondern auch manche Abweichungen vom »normalen« Gang gewissenhaft berücksichtigt hat.

Obgleich die Regeneration der Linse bei den Urodelenlarven nur vom oberen Pupillarrand ausgeht, erleidet nach den Beobachtungen von A. Fischel (3) in erster Zeit nach dem Entfernen der normalen Linse der untere Pupillarrand ebenfalls einen Reiz, was durch Verdickung und Bläschenbildung am unteren Rande sich äußert. Während aber am oberen Pupillarrand die weitere Differenzierung zur Bildung einer neuen Linse führt, bildet sich das am unteren Pupillarrande entstandene Bläschen in ganz andrer Weise fort. Hat es eine gewisse Größe erreicht, so erfolgt im Gegensatz zum oberen Bläschen keine weitere Ausbuchtung. Sobald auf späteren Stadien der Linsenregeneration die gut differenzierte Linse die ganze Pupille ausfüllt, und den unteren Pupillarraum direkt berührt, ist jede Spur auch nur einer leichten Ausfaltung des letzteren bereits verschwunden.

Aus dem Gesagten folgt, nach meiner Meinung, daß im Beginn der Linsenregeneration die Epithelwucherungen an denselben Stellen und in der gleichen Form vorkommen, wie die Umbracula. Die Ähnlichkeit im Bau der regenerativen Wucherungen und der Umbracula äußert sich, nach meiner Meinung, in den Variationen des »normalen« Ablaufs der Regeneration der Linse sehr bestimmt. Zum Beispiel könnte ich auf die solide Wucherung des Pupillarrandes hinweisen, welche nach Fischel manchmal anstatt des Bläschens am oberen Pupillarrande entsteht. Die Zusammenordnung der Zellen in solcher solider Anlage ist eine unregelmäßige, die centralen (inneren) Zellen sind nämlich regellos durcheinander gelagert. Man muß daher annehmen, daß bei weiterer Entwicklung ein Lumen in diesem Epithelzellenhaufen sekundär dadurch entsteht, daß viele Zellen verschwinden, wie es im Umbraculum nämlich vorkommt.

Daß eine solche solide Verdickung des oberen Pupillarrandes sehr dem Umbraculum der Kröte ähnelt, ist nach meiner Meinung augenscheinlich. Man wird aber einwenden, daß im Umbraculum die vordere Wand mehrschichtig, die hintere aber einschichtig ist, während in der Linsenanlage gerade das umgekehrte Verhalten zu verzeichnen ist.

Daß diese Tatsache keine prinzipielle Bedeutung haben kann, beweist die folgende Beobachtung von A. Fischel (3, S. 57). In einer Linsenanlage, welche im Querschnitt ovale Form hatte, wird die vordere Wand durch eine von ihr aus gegen das Lumen vordringende Zellwucherung erheblich verdickt. Innerhalb dieses Linsensäckchens liegen ferner, wie das ja oft vorkommt, einzelne meist ganz von schwarzem Pigment erfüllte Leucocyten. Ich glaube aber, daß es keine Leucocyten, sondern die pigmentierten freien Epithelzellen sind, wie im Umbraculum der Kröte.

Ich lenke noch die Aufmerksamkeit des Lesers auf die Seite 58 der Arbeit von A. Fischel (3) beschriebene Epithelwucherung, welche schon ein gut differenziertes Linsenbläschen darstellt. Die hintere Wand desselben zeigt den Beginn ihrer Differenzierung zu Linsenfasern, das Lumen des Bläschens ist aber bis auf eine kleine Spalte von den Epithelzellen ausgefüllt. Von der hinteren Wand des Bläschens wird diese Gruppe scharf abgegrenzt, verbindet sich dagegen mit den übrigen Teilen unten breitstielig, oben durch mehrere brückenartige Verbindungen. Nach der Meinung des Verfassers, ist diese Masse zum Verschwinden verurteilt, da ihre Zellen deutliche Anzeichen der beginnenden Atrophie zeigen. Ihre Kerne färben sich blaß und sind vacuolisiert. Nach meiner Meinung, stimmen diese Veränderungen mit den Bildern überein, die in den Zellen des Umbraculum die secretorische Tätigkeit begleiten, lassen also eine andre Deutung zu als die von A. Fischel gegebene. Daß meine Meinung vielleicht richtiger ist, beweist eine weitere Beobachtung von A. Fischel, daß von der Wand des Bläschens sich immer noch ein Nachschub zu der centralen Gruppe vollzieht. Sehr bemerkenswert ist weiter, daß innerhalb solider Epithelwucherungen Pigmentmassen liegen, von welchen es oft schwer nachzuweisen ist, ob sie einfach in den Lücken zwischen einzelnen Gruppen angesammeltes, oder aber an Leucocyten gebundenes Pigment darstellen. Auch in den Zellen der epithelialen Knospe selber finden sich manchmal zahlreiche Pigmentkörnchen.

Zu allen diesen Zügen des Baues des Linsenbläschens, welche so viele Ähnlichkeiten mit dem Umbraculum der Kröte bieten, gesellt sich noch eine Variation, welche schon den Bau der Linse betrifft und welche von A. Fischel für eine pathologische Erscheinung gehalten wird. Zwischen den sich entwickelnden Linsenfasern finden sich zahlreiche, verschieden große und geformte Spalträume. Die Ausbildung der Spalten erreicht oft einen solchen Grad, daß die ganze innerhalb des Linsenepithels befindliche Masse von Vacuolen durchsetzt erscheint. Die Vacuolisierung schreitet mit dem Wachstum der Zelle fort. In einzelnen Linsenbläschen finden sich statt eines Zellrestes an der hinteren Wand eine ganze Gruppe unregelmäßig polygonaler Zellen. In diesen Zellen sind die Veränderungen bemerkbar, welche zur Verwandlung der Zelleiber in Detritusmasse führen. A. Fischel vermutet, daß dieser Zerfall der Zellen ebenso wie die ganze abnorme Zusammensetzung des Linsenbläschens die später auftretende Vacuolisierung der Anlage herbeiführen. Die Vacuolen sollen Stellen entsprechen, an welchen früher die central verschobenen Zellen lagen, die jetzt degeneriert sind.

Daß auch in diesem Falle Ähnlichkeit mit den Spalträumen des Umbraculum vorliegt, brauche ich nicht besonders zu betonen. Aber in dieser Beziehung bieten die von A. Fischel so genannten »Lentoide«, die an andern Stellen der Iris nach der Exstirpation der Linse entstehen und meistens mit Vacuolen versehen sind, besonderes Interesse. Manche von A. Fischel abgebildeten Lentoide zeigen die frappanteste Identität mit den vacuolisierten Zellen des inneren Epithelblattes an der unteren mittleren Ciliarfalte der Kröte (siehe S. 543).

Im Angesicht von so vielen allgemeinen Merkmalen, die ich im

Bau der regenerierten Linse und des Umbraculum finde, stelle ich mir nun die Frage — welches von diesen Gebilden primär sein soll? Man könnte denken, das Umbraculum sei eine umgeformte primäre Linse, oder die regenerierte Linse stelle nur eine Heteromorphose des Umbraculum dar.

Die erste Auffassung ist mit den Theorien vereinbar, welche die regenerierte Linse direkt von der ursprünglichen hypothetischen retinalen Linse ableiten. Diese ursprüngliche retinale Linse soll noch in den unpaaren Pineal -bzw. Parietalaugen der Reptilien und Cyclostomen erhalten sein.

In einer folgerichtigen Weise begründete diese Hypothese W. SCHIMKEWITSCH (18, 19). Seiner Theorie zufolge stellen die jetzt paarigen Augen bei den Vorfahren der Wirbeltiere nur die Bläschen vor, welche mit der Linse, die aus der Wand des Augenbläschens selber sich differenziert hatte, versehen wurden. Diese retinale Linse nennt SCHIMKEWITSCH innere Linse. Das Bläschen wandelte sich später in den Augenbecher um, die retinale Linse bleibt an dem Umbiegungsrande des Bläschens bestehen, wird rudimentär und wenn die jetzt vorhandene Form des Auges erreicht war, wurde die innere Linse durch die Hautlinse (äußere Linse) ersetzt. Eine ähnliche Hypothese konstruierte auch JELGERSMA (12).

Die Abweichung der Ansichten JELGERSMAS von der Theorie des ersten Verfassers besteht hauptsächlich in einem Punkt. Nach JELGERSMA bildet sich die äußere Linse früher, als die innere atrophisch wird; nach SCHIMKEWITSCH entsteht die äußere Linse wegen der Atrophie der inneren.

Ich muß zugestehen, daß ich in der Ansicht von JELGERSMA keinen Versuch, die Notwendigkeit der äußeren Linse zu erklären, finde, und von diesem Standpunkt aus, betrachte ich die Theorie von SCHIMKEWITSCH als eine in größerem Grade konsequent aufgefaßte. Eine ganz andre Frage ist, ob sie ungeachtet ihrer strengen Logik das vorhandene tatsächliche Material zu umfassen und zu erklären imstande ist?

Berücksichtigen wir erstens den Ausgangspunkt der Theorie von SCHIMKEWITSCH und JELGERSMA — das Augenbläschen.

SCHIMKEWITSCH bildet, natürlich schematisch, das Augenbläschen mit der Linse ab, die eine Verdickung der distalen Wand des Bläschens darstellt. Dabei betont er die Homologie eines solchen Bläschens mit den einfachsten Augenformen bei Invertebraten.

Aber schon HIS (1868) ordnete die Entstehung des Augenbläschens bei Wirbeltieren dem allgemeinen Differenzierungsprozeß des Gehirns ein. Er sah in den Augenblasen nur die Teile, welche die Seitenwand des Vorderhirns bilden infolge der Fixation des vorderen Hirnendes bei überwiegendem Längswachstum des Hirnrohres gegenüber den ventral von ihm liegenden Organen.

In letzter Zeit hat A. Froriep (6) die Entwicklung der lateralen Augen der Wirbeltiere einer Revision unterzogen und tritt entschieden gegen die alte Auffassung des Bläschenstadiums des Auges auf. »Sobald das Gehirnrohr geschlossen wird und die Augenblase als seitliche Vorwölbung an ihm erkennbar ist, zeigt sich, daß sie an einer bestimmten Stelle ihres ventralen Randes nicht wie im übrigen Umfang durch eine Furche abgesetzt, sondern glatt und ohne scharfe Grenze mit der basalen Hirnwand verbunden ist« (6). Im ventralen Abschnitt kommt nach Froriep, ein proximaler Wandabschnitt überhaupt nicht zur Entwicklung; die distale Wand schließt sich hier unmittelbar an die Hirnwand. Dieser Umstand hat zur Folge, daß das Auge sich weiterhin nicht als aufgetriebene Blase vergrößert. Sein Flächenwachstum wird vielmehr durch Schub nach der Umschlaggrenze bewirkt und natürlich äußert sich dieses Wachstum nur in caudaler, dorsaler und rostraler Richtung. Dadurch entsteht die Form des Augenbechers mit seiner eigentümlichen Spalte. Es wird nicht der Grund in das Auge hinein, als vielmehr der Rand herausgestülpt und die Becherfalte ist nicht eine Rinne, die sich eindrückt, sondern eine Lücke, die stehen bleibt zwischen zwei emporwachsenden Wällen.

Den Darlegungen von Froriep folgend, kann man keinen Moment in der Augenentwicklung aufzeigen, welcher dem vermuteten sphärischen Bläschen mit der Linse entsprechen soll. Die Augenanlage ist von Anfang an in das Nervenrohr eingeschlossen und die erste bläschenförmige Ausstülpung des Auges ist, nach meiner Meinung, nur durch die röhrenförmige Gestalt des Gehirns hervorgerufen und hat gar keine selbständige morphologische Bedeutung. Es ist immer das Auge des Wirbeltieres, aber kein Annelidensehorgan. Dieselbe Ansicht vertritt neuerdings auch Studnicka (21), indem er bemerkt: »Jedenfalls wird man mir einwenden, daß man schon auf den offenen Medullarplatten deutliche schüsselförmige Anlagen beobachten kann, welche nach der allgemein verbreiteten Ansicht dafür sprechen, daß das Seitenauge schon damals vorhanden war, als die geschlossene Cerebrospinalröhre noch nicht existierte. Ich halte dies nicht für beweisend. Man findet auch in andern Fällen, daß — von den Embryonalhüllen usw. abgesehen — auch morphologisch und physiologisch viel weniger wichtige Organe kainogenetisch sehr früh angelegt werden . . . Dafür, daß das Seitenauge schon als eine primäre Augenblase eine solche, die in allen ihren Wänden Sinneszellen besaß, funktionieren konnte, haben wir keine Belege«.

Ich halte es für sicher, daß die Retina des Seitenauges von Anfang an ein Teil der Gehirnwand ist und in seiner Ausstülpung aus der letzteren drückt sich höchstens das Wachstum in der Richtung des einfallenden Lichtes aus, aber kein atavistisches Streben ein abgeschlossenes Bläschen zu bilden. Die eventuelle Homologie mit dem Pinealauge bedeutet an sich so wenig als nichts. Gerade der anerkannte Kenner der Pinealaugen, Studnicka, behauptet, daß kein Grund vorliegt, das Pinealauge von den äußeren Augen eines uns unbekannten Evertebratenvorfahren der Wirbeltiere abzuleiten. Es konnte, wie es die fast vollkommene Reihe von Übergängen beweist, ganz gut im Innern der einmal schon geschlossenen Cerebrospinalröhre entstanden sein. Nach den neuesten Beobachtungen von Studnicka über die Entwicklung der Seitenaugen bei *Ammocoetes* kann man auf den Gedanken kommen, daß Seitenauge und Pinealauge zwei divergierende und gleich terminale Formen darstellen, daß das Pinealauge keine Ursprungsform der Seitenaugen sein kann.

Ich bin imstande die hauptsächlich genetisch begründete Auffassung von Studnicka durch meine histologischen Beobachtungen an den Augen der Cyclostomen zu unterstützen. Ich kann hier nämlich eine vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse meiner Untersuchung über das Pinealauge des *Petromyzon fluviatilis* machen, welche den Zweck hatten, in besserer Weise die specifische Färbung der nervösen Elemente dieses Organs zu gewinnen. Dies glückte mir vorzüglich, und ich muß sagen, daß das Pinealauge des Flußneunauges gar nicht so einfach zusammengesetzt ist, wie aus den Angaben der andern Untersucher folgt.

Die perzipierenden spindelförmigen Zellen finden sich, nach meinen Beobachtungen, nicht nur in der Retina, wo sie mit ihren Enden auf die Lichtstrahlen gerichtet sind, sondern auch in der vorderen Wand, in der Pellucida und, was noch auffälliger ist, in der äußeren Wand des sogenannten Atriums. Also im Pinealauge des Flußneunauges treten die revertierten und invertierten Sinneszellen gleichzeitig auf. Noch origineller sind die Verhältnisse im Parapinealauge desselben Tieres. Hier finden sich hauptsächlich die invertierten Elemente, die in die obere Wand der Blase eingeschlossen sind. In diesem Auge ist die obere Wand also jedenfalls keine Linse.

Die nervösen Elemente des Pineal- und Parapinealauges unterscheiden sich von diesen Elementen der Retina im lateralen Auge in hohem Grade. Was aber die Nervenzellen der Retina des lateralen Auges betrifft, so zeigte ich in meiner Arbeit über das Nervensystem des *Ammocoetes,* daß sie vollständig den Nervenzellen der übrigen Gehirnwand homolog sind. Durch das Vorkommen von amacrinen Zellen bewahrt die Netzhaut des lateralen Auges vom Fisch bis zum Menschen dieselben Züge, welche im Rückenmark des *Ammocoetes* deutlich hervortreten. Im Pinealauge fehlen solche amacrine Zellen, nach meinen Beobachtungen, vollständig. Ich glaube deshalb, daß man die unpaaren Augen der Wirbeltiere nicht ohne weiteres mit den paarigen lateralen homologisieren darf und daß ihre Bläschenform eine terminale und keine ursprüngliche Form des Augenbläschens des lateralen Auges ist.

Die Abwesenheit der echten Bläschenform des lateralen Auges ergibt schon die Unmöglichkeit des zweiten, Einstülpungsstadiums, wenigstens in solcher Weise, wie es von Schimkewitsch angenommen wurde. Die am Rande des Augenbechers auftretende »innere« Linse müßte von Anfang an vor der Mitte des Augenbechers liegen, wie es eine regenerierte Linse tut. Dieser Gang der Linsenentwicklung ist kaum möglich, denn nach den Angaben von Rabl (17) und Spemann (20) ist die äußere Linse in ihrer Entstehung vom Einfluß des Augenbechers abhängig und diese Abhängigkeit äußert sich durch eine die Entwicklung der äußeren Linse auslösende Berührung der Augenblase mit dem Ectoderm. Die Theorie von Schimkewitsch nimmt aber an, daß die innere Linse bei der Einstülpung der Augenblase in eine ungünstige Lage geraten sei und deshalb durch die äußere Linse ersetzt wurde. Die Notwendigkeit der Berührung der Augenanlage mit dem Ectoderm, um die Ausbildung der äußeren Linse auszulösen, wird durch diese Annahme nicht verständlich gemacht. Deshalb schließe ich mich dem Ausspruch von Vialleton an (24), welcher sich in seinem ausgezeichneten Buch über die Hypothese von Schimkewitsch in folgender Weise äußert: «Il faut remarquer, que dans cette explication tout est hypothétique, aussi bien le déplacement ventrale des yeux latéraux limité on ne s'explique pas pourquoi, seulement à la première paire, — que le mécanisme de la formation de la cupule optique, dont la grossièreté est bien éloignée de la délicatesse habituelle des mouvements ontogénétiques.«

Ebenso sagt Studnicka in dem schon zitierten Artikel über die Entwicklung des lateralen Auges beim *Ammocoetes* (21), daß man nicht daran denken kann — »die Befunde bei *Ammocoetes* sprechen entschieden dagegen, daß das Seitenauge ehemals seine eigne Linse besessen hat und so bleibt nichts andres übrig als anzunehmen, daß die Natur in diesem Falle nur deshalb die Linse aus dem Rande des Augenbechers bilden kann, da es überhaupt in ihrer Macht liegt, ein verloren gegangenes Organ, an dessen Vorhandensein sich der Organismus sozusagen einmal gewöhnt hat, aus beliebigem in der Nähe liegenden Material, welches sich dazu eignet, regenerieren zu lassen.«

Ich halte jedoch die Bemühungen von SCHIMKEWITSCH, die Linsenregeneration phylogenetisch erklärlich zu machen, nicht für so aussichtslos, wie es aus den angeführten Zitaten gefolgert werden könnte. Ich schlage nur einen andern Weg ein.

Die Beobachtungen, welche STUDNICKA über die Entwicklung des Auges bei *Ammocoetes* gemacht hat, werfen neues Licht auf die Frage über die Bedeutung des Bläschenstadiums des Auges; diese Beobachtungen sind aber im Vergleich mit den Untersuchungen von FRORIEP noch nicht so weit abgeschlossen, um die völlige Notwendigkeit zu ergeben, die Ansichten von FRORIEP wesentlich zu modifizieren.

STUDNICKA bemerkt ausdrücklich, daß die »Einstülpung der Retina« eigentlich durch das Wachstum des Randes des Pigmentblattes des Auges hervorgerufen wird.

Ich schlage vor, sich die Genese des Augenbechers in folgender Weise vorzustellen. Von dem Zustande der Augengrube ausgehend, muß man erstens streng darauf Acht geben, daß das Wirbeltierauge von Haus aus ein dorsales Gebilde ist (siehe auch FRORIEP 6). Gerade im dorsalen Gebiet des Nervenrohres bildet die Wand des Rohres die Chorioidalplexus. Nehmen wir an, daß neben der Augengrube sich eine chorioidale Epithelplatte differenziert und in das Lumen des sich schließenden Gehirnrohres hineinwächst, wie zum Beispiel das Velum transversum, dann erscheint das Augenbläschen wirklich nur als ein vom Gehirn abgeschnürtes Wandstück, welches sich an seiner ventralen Seite unmittelbar in die Gehirnwand fortsetzt (Textfig. 6, 2 u. 3).

Den allgemeinen Eigenschaften des Plexus chorioideus folgend, wandelt sich der Plexusteil der Augenwand in das Pigmentepithel der Retina um. Dadurch sind schon Bedingungen gegeben für das Durchsichtigwerden der gegenüber liegenden Stelle des Ectoderms.

Der Augenbecher wächst mit seinem ventralen Rande an das Ectoderm fest an, indem sich aus den Zellen des Augenbechers die Muskelzellen differenzieren, welche eine primitive Accommodation des Auges ermöglichen. An dem dorsalen Rand des Augenbechers erscheint das Umbraculum, welches eine höher differenzierte Stelle des Plexus chorioideus darstellt, und seine Zellen secretieren, wie die Zellen des echten Plexus, an ihrem inneren Ende in die Spalte zwischen dem Pigmentepithel und dem Retinalblatt des Bechers. Daß diese secretierte Flüssigkeit auch nach außen gelangen konnte, ist nicht unwahrscheinlich.

Der Augenbecher mit dem Umbraculum und den Muskelzellen, welche die primitive Campanula darstellen, erleidet weitere Umgestaltungen. Der Zug der Campanula muß als die Ursache des Auftretens der Linsenanlage, des Abtrennens der Linse vom übrigen Ectoderm betrachtet werden. Dabei bewahrt die Campanula sehr beharrlich ihren Zusammenhang mit der Linse. Von dieser Seite umfaßt meine Theorie eine weitaus größere Anzahl der in der letzten Zeit bekannt gewordenen ontogenetischen und vergleichend-anatomischen Tatsachen, als die Theorie der »inneren Linse«; aber auch hier bleibt die Regeneration der Linse der schwierigste Punkt. Wir wollen aber in dieser Beziehung die Ansichten des Verfassers kennen lernen, welcher in gründlichster Weise die Regeneration der Linse verfolgt und durchdacht hat.

Der Gedanke, daß in dem Falle der experimentell erzeugten Regeneration der Linse sich ein Atavismus geltend macht, war diesem Verfasser, A. FISCHEL, in keiner Weise fremd. »Für den Versuch«, sagt er, »einer solchen Prüfung (ob die atavistische Auffassung der Linsenbildung eine Berechtigung hat) liegen aber bei unsern Fällen gar keine Anhaltspunkte vor, er muß von vornherein als völlig aussichtslos aufgegeben werden. Denn um die Regeneration der Linse für atavistisch, für einen Rückschlag auf die Ahnenformen zu erklären, müßten wir die gänzlich unbegründete Annahme machen, daß sich die normale Ontogenese der Linse bei diesen Ahnen nach Art der Linsenneubildung bei der Regeneration vollzogen hätte, eine Annahme, die ohne weiteres von der Hand zu weisen ist« (3).

In einer zweiten Abhandlung (4) lehnt FISCHEL den Atavismus schon nicht mehr so energisch ab. Seine Beobachtungen über die Lentoidenbildung führten ihn zu der Überzeugung, daß nicht bloß den Zellen des Pupillarrandes, sondern allen Epithelzellen der Iris die Fähigkeit zukommt, sich in Linsenfasern umzubilden. Nahezu in jedem Abschnitt der dorsalen Irishälfte konnten Linsen erzeugt werden und auch der unteren Irishälfte kommt facultativ die gleiche Eigenschaft zu. Noch mehr, die Potenz Linsenfasern zu bilden, wohnt auch den Zellen der Pars optica retinae selbst inne. »Die verschiedenen Zellarten der inneren Lamelle der sekundären Augenblase reagieren also, wie bewiesen wurde, auf einen sie treffenden Reiz unter Umständen in der Art, daß sie sich zu Linsenfasern analogen Elementen umwandeln« (4).

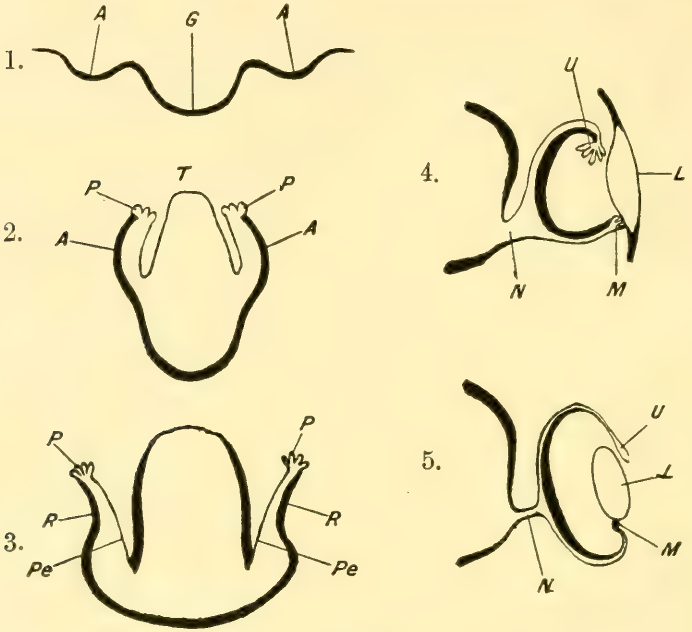
Noch im Jahre 1900 war es für A. Fischel klar, daß die experimentell ermittelte Fähigkeit der Epithelzellen der Iris jedoch eine gewisse genetische Begründung hat, denn diese Zellen stammen jedenfalls vom Ectoderm, welches die normale Linse bildet, und ein dem Epithel des Augenbechers genetisch jedenfalls nahestehendes Gebilde — das Epithel des Pinealauges — besitzt die Fähigkeit Linsenfasern zu liefern.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß in einer frühen Periode der Entwicklung, wenn die Netzhaut noch nicht in ihre Schichten differenziert ist, sämtliche Zellen der inneren Lamelle des Augenbechers, vielleicht auch die des Augenstieles und möglicherweise auch die des Zwischenhirnes auf experimentelle Eingriffe mit der Linsenfaserbildung reagieren können. Solche Gedanken finden wir also bei A. Fischel.

Es ist interessant zu verfolgen, wie nahe A. Fischel daran war, das von Schimkewitsch und Jelgersma benutzte Schema zu konstruieren, jedoch wich er schließlich entschieden davon ab. In gleicher Weise hat Herbst (10) die Ansicht ausgesprochen, daß die Fähigkeit die Linse zu bilden nicht gerade nur jenen Ectodermzellen zukommen soll, welche sie normaler Weise bilden, sondern daß diese Potenz dem ganzen Ectoderm eigen ist. Da die Zellen der Netz- und Regenbogenhaut aus dem Ectoderm entstanden sind, nimmt Fischel an, daß sie ebenfalls diese Potenz besitzen: »Ob nun diese Fähigkeit der betreffenden Zellen gegebenen Falles einfach nur zur Bildung von linsenfaserartigen Massen (Retinallentoide) führt, oder aber die Entstehung regelmäßiger Linse (bei der Ontogenese sowohl, wie bei der Regeneration) zur Folge hat, das hängt von weiteren, sekundären Momenten ab.«

Es ist klar, daß der Atavismus der Linsenregeneration, wie ihn Fischel voraussetzen will, von einem ganz andern Schlag ist, als die hypothetische innere Linse. Die neuen Untersuchungen von Bell (2), Spemann (20), Pardo (15, 16), Groschmalicki (8) bringen Tatsachen, welche in keiner Weise den oben angeführten Ansichten von A. Fischel widersprechen können.

Groschmalicki beobachtete bei der Forelle, daß die neue Linse nicht nur am oberen Rande, sondern auch von andern Stellen aus und sogar von der Pars ciliaris retinae gebildet wurde. Nach Bell wurde bei dem Froschembryo eine Linse mit deutlichen Fasern und vorderem Epithel aus der Pigmentschicht der Retina entwickelt. Durch seine Versuche hat der Verfasser nachgewiesen, daß eine neue Linse vom wenig differenzierten Gehirngewebe und von dem Epithel der Nasenanlage entstehen kann. Der Theorie von Schimkewitsch zufolge, sollte auch die Nase einmal die innere Linse besessen haben!



Textfig. 6.

Schema zur Erklärung der Phylogenie des Auges der Wirbeltiere. 1. *A*, Augengruben; *G*, Gehirnboden. 2. Die Augenanlagen im geschlossenen Gehirnrohr. *A*, Augenanlage; *P*, Plexus chorioideus; *T*, choriodales Dach des Gehirns. 3. *P*, Plexus chorioideus; *Pe*, Pigmentepithel der Retina: *R*, Retina. 4. *N*, Nervus opticus; *M*, M. retractor lentis; *L*, Linsenanlage in dem Hautectoderm; *U*, Umbraculum. 5. *L*, Linse, die sich vom Hautectoderm abgetrennt hat; *M*, M. retractor lentis; *U*, Umbraculum; *N*, Nervus opticus.

Ich halte dafür, daß es nicht notwendig ist, weitere Beweise zu liefern, daß die Theorien von Schimkewitsch und Jelgersma im Widerspruch mit den Tatsachen stehen. Aus diesem Grunde spreche ich dem Umbraculum mit seiner secretorischen Tätigkeit eine primäre phylogenetische Bedeutung zu. Die Veränderung des ganzen Irisrandes im ersten Moment der Regeneration beweist schon, daß ein lokalisierter Atavismus hier keine Rolle spielt. Die Veränderung konzentriert sich schließlich nur am oberen Rande, da diese Stelle von Anfang an wegen der secretorischen Tätigkeit ihrer Zellen zu den Wucherungen bestimmt ist, und die Wucherung differenziert sich zunächst genau so wie das Umbraculum. Aber die Zellen der Wucherung geraten unter den Einfluß der Reize, welche die in ihnen schlummernden Potenzen erwecken und diese Zellen zu den Linsenfasern umformen. Dadurch erklären sich jene Homologien der ersten Anlagen der regenerierten Linse und des Umbraculum. Die vorliegende Auffassung bietet kein Hindernis für das Verständnis der Lentoide aus allen möglichen Elementen des Augenbechers. Die Anlage des M. retractor lent. ist ebenso wie das Umbraculum dorsale ein Derivat des chorioidalen Geflechtes, deswegen bildet sich diese Anlage bei der Kröte ungezwungen in einen Anhang um, welcher nach der Struktur und Funktion dem Umbraculum dorsale ähnlich ist und das Umbraculum ventrale darstellt. Übrigens halte ich die Boverische Auffassung der Phylogenie der Seitenaugen der Vertebraten für richtiger, als diejenige von Schimkewitsch und Jelgersma.

Papilla nervi optici.

Der Bau der Papilla nervi optici bei der Kröte lenkte meine Aufmerksamkeit auf sich aus dem Grunde, daß ich mich zur selben Zeit mit der Frage nach den Rudimenten des Fächers des Vogelauges bei Säugern befaßte (23). Ich kam dabei zur Überzeugung, daß der Fächer und seine Rudimente bei Säugern hauptsächlich aus Gliazellen bestehen. Ich hoffte Andeutungen des Fächers, oder wenigstens eines ihm homologen Zapfens der Reptilienaugen schon bei den Amphibien zu finden.

Eine wertvolle Abbildung der länglich ovalen, senkrecht gestellten Papilla n. optici im Auge des Frosches wurde von Gaupp in seiner Anatomie des Frosches (7) gegeben, der feinere Bau der Papille wurde von diesem Verfasser unberücksichtigt gelassen. Andre Verfasser schenkten ihm auch sehr wenig Beachtung.

Ich fertigte zur Untersuchung der Papille feine Schnitte durch die Papille des Auges der Kröte an und fand folgende beachtenswerte Besonderheiten.

Der horizontal geführte Schnitt (Fig. 5, Taf. XXVI) bietet noch ein einfaches Bild der Verteilung der Nervenfasern in die Retina. Bemerkenswert sind hier zwei scharf ausgeprägte Verjüngungen des Sehnerven; die erste Verjüngung findet in der Chorioidea statt, die andre liegt innerhalb der Netzhaut. Bis zur proximalen verjüngten Stelle laufen die Nervenfasern in Bündeln angeordnet mehr oder weniger parallel zueinander und der Nerv bewahrt im Querschnitt die kreisrunde Form. Im Abschnitt zwischen der proximalen und der distalen verjüngten Stelle wandelt sich der Querschnitt des Sehnerven in ein längliches Oval um.

An der distalen verjüngten Stelle entspringen aus dem Nerven, als seine Fortsetzung, einzelne Bündel von Nervenfasern, welche alternierend nach beiden Seiten sich umbiegen und in die Netzhaut eintreten. Auf dem dickeren Schnitt geben sie das Bild der Kreuzung der Nervenfasern, dünne Schnitte liefern Beweise, daß hier eigentlich keine Durchkreuzung der einzelnen Fasern vorkommt, sondern jedes Bündel sich mit allen seinen Fasern unabhängig von seinen Nachbarn umbiegt und in die Netzhaut ausstrahlt.

Der Schnitt, welcher parallel der Fläche der Papille (Fig. 6, Taf. XXVI) geführt worden ist, gibt am besten die Vorstellung von der Verteilung der Nervenbündel wieder. Man sieht auf solchem Schnitt, daß die Bündel eigentlich vier Gruppen bilden — nasale, temporale, dorsale und ventrale. In der nasalen und temporalen Gruppe bestehen die Bündel der Sehnerven in dünnen horizontalen Platten, welche sich nur allmählich in der Netzhaut verbreitern und die platten Bündel der Nervenfasern der Netzhaut selber liefern. Die dorsalen und lateralen Bündel werden schon von Anfang an der Fläche der Netzhaut entsprechend abgeplattet.

Zwischen den platten Ursprungsabschnitten der nasalen und temporalen Bündel bleiben Räume übrig, welche von Nervenfasern frei und mit gliösem Gerüst ausgefüllt sind. Dadurch entsteht auf der Papille ein senkrechter Streifen oder ein Polster. In diesem Polster sind zahlreiche Kerne eingestreut, deren Beziehungen aber nur auf dem meridionalen senkrechten Schnitt verständlich werden (Fig. 7, Taf. XXVI). Sie liegen nämlich gar nicht in den gliösen Zwischenräumen, sondern schmiegen sich diesen von außen an und bilden dadurch im Präparat eine besonders deutliche äußere Begrenzung der gliösen Felder. Dieselben sind also ausschließlich aus der Ansammlung von gliösen Fasern zusammengesetzt.

Nach diesen Beobachtungen ist es mir klar geworden, daß die Papille bei der Kröte bzw. beim Frosch mit einem gliösen und nicht vascularisierten Polster versehen ist, sie bietet also gleiche Verhältnisse, wie die Papille in den Augen vieler Reptilien. Es genügt hier nur auf die Beobachtung von H. VIRCHOW (26, 27) hinzuweisen, welcher bei der *Hatteria* auf der Papille einen opaken, an eine »Naht« erinnernden Streifen gefunden hat. Der Streifen bestand aus einer Anhäufung von gliösen Zellen, die Capillaren des intrabulbären Stückes des Sehnerven hatten keine Beziehung zu diesem Zellager.

Ich glaube, zu den andern Merkmalen, durch welche das berühmte Tier in seiner Organisation sich den Amphibien nähert, kann man noch eines gesellen — den Bau der Papille des Sehnerven. Ich möchte noch eine andre Eigentümlichkeit der Papille bei Amphibien hervorheben, die nämlich, daß sie ihre größte Länge in der Richtung der embryonal vorhandenen Augenblasenspalte hat. Dadurch ist vielleicht der Weg gegeben, die Papille und den Fächer des Vogelauges mit der Papille und dem Polster des Amphibienauges zu vergleichen.

Odessa, im März 1913.

Literaturverzeichnis.

1. Th. Beer, Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LXXIII. 1899.
2. E. T. Bell, Some experiments on the development and regeneration of the eye and the nasal organ in frog embryos. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. XXIII. 1907.
3. A. Fischel, Über die Regeneration der Linse. Anatom. Hefte. Bd. XLIV. Hft. XLIV. 1900.
4. — Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. XV. 1902.
5. V. Franz, Zur Anatomie, Histologie und functionellen Gestaltung des Selachierauges. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XL, N. F. Bd. XXXIII. 1905.
6. A. Froriep, Über die Einstülpung der Augenblase. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. LXVI. 1905.
7. E. Gaupp, A. Ecker und R. Wiedersheim, Anatomie des Frosches. Braunschweig 1904.
8. Groschmalicki, Über die Linsenregeneration bei den Knochenfischen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXIX. 1908.
9. E. Grynfeltt et A. Demelle, Recherches anatomiques et histologiques sur l'Opercule pupillaire des poissons. Bibliogr. anatom. T. XVIII.
10. C. Herbst, Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen Embryonalentwicklung. Leipzig 1901.
11. C. Hess, Beiträge zur vergleichenden Accomodationslehre. Zoologische Jahrbücher. Bd. XXX. 1911.
12. Jelgersma. Der Ursprung des Wirbeltierauges. Morphol. Jahrb. Bd. XXXV. 1906.
13. Lange, Untersuchungen über Vorkommen und Beschaffenheit der Traubenkörner bei einigen Haussäugetieren. Arch. f. wissensch. und prakt. Tierheilkunde. Bd. XXVII. 1901.
14. M. Nusbaum, Die Entwicklung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbeltiere. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. LVIII. 1901.

15. R. PARDO, Osservazioni sulla rigeneratione del cristallino. Rend. Accad. Lincei. Vol. XV. 1907.

16. — Enucleazione ed innesto del bulbo oculare nei tritoni. Rend. Accad. Lincei. Vol. XV. 1907.

17. RABL, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. Leipzig 1900.

18. W. SCHIMKEWITSCH, Über den atavistischen Character der Linsenregeneration bei Amphibien. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.

19. — Über die atavistische Bedeutung der Linsenregeneration bei Amphibien. Trav. de la Soc. imper. Natural. St.-Pétersbourg. T. XXXIII. 1902.

20. H. SPEMANN, Über neue Linsenversuche. Sitzungsber. physik.-med. Ges. Würzburg. 1904.

21. F. K. STUDNICKA, Über die Entwicklung und die Bedeutung der Seitenaugen von *Ammocoetes*. Anatom. Anz. Bd. XLI. 1912.

22. D. TRETJAKOFF, Die vordere Augenhälfte des Frosches. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX. 1906.

23. — Das Auge vom Renntier. Internat. Monatsschrift Anatom. Physiol. Bd. XXXIX. 1912.

24. L. VIALLETON, Eléments de Morphologie des vertébrés. Paris 1911.

25. H. VIRCHOW, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Berlin 1882.

26. — Über die Netzhaut von Hatteria punctata. Arch. f. Anat. u. Phys., Physiol. Abt. 1911.

27. — Die Netzhaut von Hatteria. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. 1901.

28. ZIETZSCHMANN, Die Traubenkörner unsrer Haussäugetiere. Arch. mikroskop. Anat. Bd. LXV. 1905.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXVI.

Fig. 1. Kopf der Kröte (*Bufo cinereus*); rechte Seite. Nach der Natur gezeichnet. Am oberen Rand der Iris ist das Umbraculum dorsale als eine schwarze Unterbrechung des Randes sichtbar, am unteren Rande tritt das Höckerchen, welches dem Umbraculum ventrale entspricht, deutlich hervor. Vergr. 2mal.

Fig. 2. Meridionaler senkrechter Schnitt durch den ventralen Pupillarknoten bzw. das Umbraculum ventrale neben seiner Mitte. Sublimat, Bleichung mit Chlorwasser, Färbung mit Eisenhämatoxylin. Vergr. 220 mal. *Ae*, äußeres Zellenlager; *B*, Stroma der Iris; *D*, Dilatatorfasern; *F*, Andeutung der Falte der äußeren Zellenlager; *H*, Hohlräume zwischen den Epithelzellen; *I*, Epithel der hinteren Fläche der Iris im Bereich des Knotens. *V*, *v*, Blutgefäße.

Fig. 3. Meridionaler senkrechter Schnitt durch den dorsalen Pupillarknoten bzw. das Umbraculum dorsale neben seiner Mitte. Sublimat, Bleichung mit Chlorwasser, Färbung mit Eisenhämatoxylin. Vergr. 220 mal. *Ae*, äußeres Zellenlager; *B*, Stroma der Iris; *D*, Dilatatorfasern; *Ei*, Epithel der hinteren Fläche der Iris; *I*, Epithel der hinteren Fläche der Iris im Bereich des Umbraculum; *H*, Hohlräume zwischen den Epithelzellen; *S*, Sphincterfasern; *V*, Blutgefäße; *Z*, runde, frei liegende Epithelzellen.

Fig. 4. Meridionaler senkrechter Schnitt durch den dorsalen Pupillarknoten bzw. das Umbraculum dorsale. Nur ein Teil des sekundären Fortsatzes des Knotens ist dargestellt. Rechts = äußere Seite. Sublimat, Bleichung mit Chlorwasser, Färbung mit Eisenhämatoxylin. Vergr. 800 mal., Ölimmersion. Auf der Zeichnung sind die intra und intercellulären Hohlräume ebenso wie verschiedenartig gestaltete Kerne der Epithelzellen sichtbar. Eingehendere Beschreibung siehe Text Seite 550.

Fig. 5. Meridionaler horizontaler dicker Schnitt durch die Papille des Sehnerven. Sublimat, Eisenhämatoxylin, Nachfärbung nach van Gieson, Vergr. 100 mal. *Ch*, Chorioidea; *K*, Knorpel der Sclera; *Kr*, Kreuzung der Nervenfasern in der Papilla optica; *No*, Sehnerv; *O*, Faserschicht der Retina; *R*, Netzhaut.

Fig. 6. Querschnitt des Sehnerven innerhalb der Papille. Flemmingsche Flüssigkeit. Safranin-Wasserblau-Picrinsäure nach Blochmann. Vergr. 100 mal. *O*, Faserbündel, welche die Nervenfaserschicht der Netzhaut bilden; *B*, gliöse Brücken zwischen den Bündeln.

Fig. 7. Meridionaler senkrechter Schnitt durch die Papille des Sehnerven. Sublimat, Eisenhämatoxylin, Nachfärbung nach v. Gieson. Vergr. 100 mal. *B*, gliöse Felder der Papille; *Ch*, Chorioidea; *K*, Knorpel der Sclera; *No*, Sehnerv; *St*, Faserschicht der Netzhaut; *R*, Netzhaut.

The Development of the Wings of a Caddis-fly Platyphylax designatus Walk.

By

Wm. S. Marshall.

With 6 Text figures and Plates XXVII—XXIX.

There have been a considerable number of papers written concerning the development of the wings of insects but, of the work described, only a very small amount has been given to the organs of flight in the Trichoptera. Pictet (13) figures (pl. II, fig. 16) a ventral view of a pupa of *Phryganea striata* still enclosed in the last larval skin most of which has been removed, the developing wings are external and lie close to the body of the pupa at either side.

The earliest account of the development of the wings of the Trichoptera is by Dewitz (3), this paper does not contain a continuous account of one species but of two species at different stages of development. Dewitz describes the first appearance of the wings as above the insertion of the leg and behind a group of hairs. He noted that as the larva grew the wing rudiment became larger and its longitudinal axis became more perpendicular. The invagination of the wall of the hypodermis to form the rudiment is followed by a prolongation of the inner wall of the adjacent cuticular layer and there is thus formed a hard supporting prop for the developing wing. Dewitz says that the wing is thrown out of the pocket just before pupation when the larva closes its case. During pupation the tracheae grow into the wing.

A year later Poletajeff (14) published a paper on the development of the wings of the caddis-flies which account was written in Russian. The plate shows two wing rudiments evidently taken from young larvae, another after the wing has become external. There is also a section through a wing rudiment.

Lübben (7) shows a dorsal view of a larva of *Plectrocnemia conspersa* with the wing rudiments on one side. He has also drawn part of a transverse section of the pupa of *Philopotamus ludificatus*; in this one section is shown the prothoracic stigma and also a wing rudiment which has apparently just become external.

It is uncertain at what stage in the development of *Platyphylax designatus* the wing rudiments first appear; in the present work the ecdyses were not followed and the number of moults a larva of a certain length has passed through is not known. Sections of larvae that had just emerged from the egg, and of others several days old, failed to show any change or modification in the hypodermis at those places where the wing rudiments would later appear. This does not hold true of the cuticula which shows, even in the youngest larvae, a small slightly darkened area external to that part of the hypodermis which will show the first change at the beginning of wing development. This darker area of the cuticular layer which lies over the wing rudiment is not noticeable, externally, in a newly hatched larva and to find it one has to examine transverse sections of the meso- and metathoracic segments. These darkened areas of the cuticula are very noticeable in the older larvae and one can easily trace them from the old to the very youngest larvae thus leaving no doubt that the position of the wing rudiment is discernable on the cuticula before it can be noticed in the underlying hypodermal cells.

Having obtained and preserved a number of eggs of *Platyphylax designatus* an endeavour was made to find some trace of the wing rudiment in the embryo; several of these, both in early and late stages, were sectioned but no indication of a wing rudiment could be found. An examination of the two principal works on the embryology of the Trichoptera showed that neither Zaddach (17) nor Patten (12) found any trace of a wing rudiment in the embryos of the species of caddis-flies with which they worked.

Not having followed the ecdyses of the larvae it was necessary to adopt some method for determining, roughly, the comparative ages of the specimens studied; this was done by measuring each larva before it was studied or sectioned. Such a method proved very unsatisfactory and allowed of a comparison which could not be accurate. The larvae were measured before being used and no allowance made for differences which might arise from varying degrees of contraction or from the use of different preserving fluids. Another serious objection to this method lies in the fact that larvae of the same length may show an appreciable difference in the development of the wing rudiment, in fact larvae from 8 mm to 9 mm in length were found in which the wing rudiments were no further advanced than in some larvae only 5 mm long: it is also evident that larvae of the same length would necessarily be of different ages depending upon the length of time which had elapsed since the last ecdysis. While a considerable variation in the stage of development of the wing rudiment in larvae of the same length is noticeable it was found that the longer larvae often showed a less amount of development in this respect than somewhat shorter ones.

An examination of a series of transverse sections of a very young larva shows that at each side in both the meso- and metathoracic segments there is a pocket formed by a bulging out of the cuticular and hypodermal layers. Dorsally both of these layers pass gradually over into the pocket without an appreciable boundary between the two although the beginning of the pocket is well defined by the attachment of a narrow muscle (Fig. 6, near *D*). From this point, the dorsal boundary of the pocket, the wall of the body descends with a slight outward slope, this before long changes to a slightly inward direction which finally assumes a dorsal trend; this gives to the pocket a rounded bottom. There next comes a sudden turn back to the first direction, a little outward and ventral, making an acute angle; at the position of this sudden turn the cuticular layer is thickened, and on to this thickening the muscle just mentioned is inserted. This muscle thus marks the inner boundary of the pocket and between it and the outer wall a small fat body is always found (Figs. 1 und 6, *Ft*).

In the older larvae the wing rudiments are easily seen; they are always found on the outer wall of the pocket and in the same transverse sections that contain the fat body just mentioned — knowing this it was not difficult to find, in very young larvae, just where each rudiment should be, if present. In this position there was always found, as already mentioned, a small darkened area of the cuticula. Krüger (5) found in the larva of *Tenebrio molitor* that the position of the wing rudiment was shown in an external view by slightly sunken areas covered with light yellow cuticula which was thickened to protect the rudiment of the wing. This same area he found on the prothorax but here it was not so distinct as on the two wing bearing segments of the thorax. Krüger also notes the presence of pigment in the cuticula forming these areas. Tower (16) speaks of wing disks of Lepidoptera lying, shortly before hatching, beneath spots of dark pigment and in another place says: "In the embryo of *Leptinotarsa decemlineata*, shortly before hatching, or in the newly hatched larva the wing discs will be found lying beneath spots of black pigment on the sides of the last thoracic segments." In *Platyphylax* we called attention to the darkened cuticula lying over the wing rudiment but this darkening is in the color of the cuticula itself and not due to pigment. In the older larvae this darkened area was always directly exterior to the wing rudiment and could easily be followed back from the older to the very youngest larvae making it clear that in the latter the hypodermis adjacent to this darkened area was the exact position at which the wing rudiment would later appear. It was also found that in the mesothorax the wing rudiment occupies a more dorsal position within the pocket than it does in the metathorax. This region where the wing rudiment first appears and where it later develops we shall call the area of the wing rudiment.

An examination of sections of very young larvae, soon after hatching, shows that the hypodermis within the pocket is everywhere the same and that it is also similar to that which covers the rest of the body, LANDOIS (6), TOWER (16). The hypodermis consists of a thin layer of protoplasm containing small ovoid nuclei which lie flat against the surface of the cuticula. The layer of protoplasm was in nearly every place thinner than the transverse diameter of any nucleus it contained and, in many places, it consisted of a mere strand connecting one nucleus with another (Fig. 1 *Hyp*). A careful examination of sections of more than twenty of these young larvae showed but a single mitotic figure in the hypodermis within the area of the wing rudiment, and, over the entire surface of the entire meso- and metathorax, but few dividing nuclei could be found. In these youngest larvae the muscle forming the inner boundary of the pocket was already formed and the fat body which lies between it and the outer wall could be easily found (Fig. 1, *M* and *Ft*). In the transverse sections of the larvae this fat body was very small.

It may be well to mention in this place two other ways in which the area of the wing rudiment can be distinguished from other parts of the thorax; neither of these are noticeable in the very youngest larvae, but in all others. Sections of the two wing-bearing segments show that in the hypodermal cells there are many pigment granules; these are not present in those cells within the area of the wing rudiment (Fig. 4). The sections also show the thoracic cuticula to be more or less covered with short setae except over that part where the wing rudiment appears, here the chitin is smooth.

Newly hatched larvae and those only a few days old would average 1.5 mm in length. In the material collected there were no specimens between these very young larvae in which no trace of the wing rudiment could be found in the hypodermis and specimens that had attained a length of 3.5 mm. In these latter the area of the wing rudiment could be distinguished both by the darkened cuticula and by the underlying hypodermis which, at this stage, differed from that covering the rest of the thorax.

In larvae 3.5 mm long the hypodermal layer of the second and third thoracic segments was of a nearly uniform thickness throughout and generally a little thicker than the transverse diametre of any of its nuclei. Within the area of the wing rudiment the nuclei of the hypodermal cells were more abundant than within an equal area taken from any other part of the thorax the nuclei being so crowded together that adjacent ones often appeared to touch (Fig. 2). In the hypodermis of the youngest larvae, just hatched, the elongated nuclei were found to lie flat against the cuticula, in most of the larvae 3.5 mm in length the nuclei were irregular in outline with many of the more elongated ones occupying a position in which the longitudinal axis was radial to the cuticular surface. No dividing nuclei were found, in larvae of this length, in the wing rudiment and the absence of short setae on the cuticula of this region was very noticeable. From the base of the hypodermal cells within this area, especially those near the margin, there were often thin, threadlike strands of cytoplasm stretching to other, adjacent, parts such as the fat body or the near by hypodermal cells.

The next larvae examined were 5 mm long; a few of these showed no change from what has just been described although, in nearly all of them, the hypodermis in the area of the wing rudiment was thicker than at other parts of the thorax. The nuclei of these hypodermal cells showed a increase in size and nearly all of those within the area of the wing rudiment now occupied such a position that the longitudinal axis of each was radial, or nearly so, to the surface of the cuticula (Fig. 3). Within this same area there were proportionally more nuclei but mitotic figures were seldom seen. Nuclear division does not appear to be rapid in the hypodermis but must proceed more rapidly within the area of the wing rudiment than over other parts of the thorax. While these few changes are taking place the nuclei of the surrounding hypodermis do not, in general, show anything at all similar to this increase in number or radial arrangement but one sees in them only an increase in size. Certain areas over which hairs, setae, etc. are beginning to develop cannot be included. No cytological change could be seen in any of the nuclei. It is also noted that in larvae of this length, 5 mm, the area of the wing rudiment is clearly marked off from the surrounding hypodermis by the absence within its cells of the pigment granules (Fig. 4), which occur in the surrounding hypodermal cells; pigment is more numerous in those dorsal than in those ventral to the area. The pigment granules are brown and are more numerous and larger near the outer than the inner surface of the hypodermal cells.

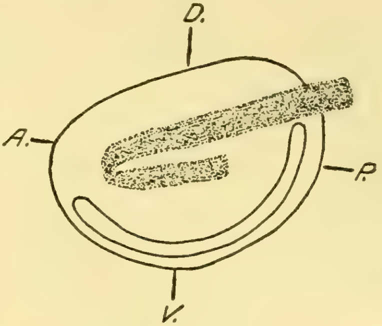
The next noticeable change of the hypodermis at the area of the wing rudiment is an increase in its thickness, the thicker part forming a disk-like body both surfaces of which are convex; the disk shows no distinct marginal boundary but passes gradually into the surrounding hypodermis (Fig. 5). The nuclei within the disk are, with very few exceptions, radial to its surface; they have increased somewhat in size but this has not been proportionally as great as has the increase in the mass of cytoplasm within which they lie imbedded. As a result the nuclei are not so crowded together as they were in the last stages (Figs. 3 and 4). There has also been an increase in the thickness of the cuticula, especially in that part lying directly over the disk. A great part of this cuticula is dark, the proportional amount of dark and light varying greatly in different specimens from larvae of the same length. The outer dark layer is smooth externally, it bears no setae and the dark color ceases where they begin (Fig. 4).

The disk increases gradually in size; the nuclei change but little in this respect but, as the disk becomes thicker, they begin to occupy a position near its inner surface (Fig. 7). Cell boundaries are now for the first time noticeable but not distinct enough to trace them throughout their entire length. The cells of the disk, especially in the outer part, show a marked striation due to their secretory activity in the formation of the cuticular layer. In the last stage it was noted that the disk was convex on both surfaces; this now changes, the outer surface shows an indentation which is the beginning of the invagination that later results in the formation of the complete imaginal disk. At its margin the disk passes gradually over into the surrounding hypodermis there being as yet no definite boundary between the two. After the invagination of the disk begins there ensues a more rapid increase in the number of its nuclei due to its enlargement and the formation of many new cells. Mitotic figures now become fairly abundant and are found distributed throughout all parts of the disk.

The disk continues to invaginate, increasing in size as it sinks below the surface; the cytoplasm shows a marked striation and, in many specimens, vacuoles are present. The nuclei crowd together in the basal, inner, part of the disk and become so numerous that many of them are pushed out towards the other, outer, surface giving the appearance of two or three irregular layers. That chitin is being secreted is easily seen when, as often happens in the sections, the cuticula is pulled away from the disk; in such sections clear, newly secreted chitin can be seen connecting the disk with the adjacent surface of the cuticula (Figs. 8 and 13).

Coincident with the removal of the disk from the surface comes an increase in its size so that its diameter is soon greater than of the open space it has left in sinking away from the cuticula. This opening, from a surface view (Fig. 9), is seen to be surrounded by a darker ring due to the fact that where the hypodermis turns under to connect with the disk (Fig. 9*A*) one must, in surface view, look through two or three layers of cells. A comparison of these two figures, 9 and 9*A*, will show this relationship — these two figures are the wing rudiments from the mesothoracic segment of a larva 10 mm long — the wing rudiment from one side was mounted entire (Fig. 9), and that from the other side was sectioned (Fig. 9*A*). This invagination leaves the disk below the surrounding hypodermis, the space thus left is the peripodial cavity and the opening into it, now nearly as large as the cavity itself, the peripodial pore. Surrounding the peripodial pore is the turned over margin of the hypodermis, the lip. As the disk enlarges the circular margin of the lip comes closer together thus decreasing the diameter of the peripodial pore and the irregular growth of the disk gives to it a more elongated shape (Figs. 10 and 11). At the very beginning of invagination the outer surface of the disk was slightly concave and the inner surface somewhat convex or flattened; as the disk sinks below the surface this changes and we soon find the outer surface convex and the inner surface either convex or flattened (Fig. 10*A*). The nearly circular outline of the disk soon changes to a more oval shape, when this happens the longitudinal axis of the disk does not lie parallel to that of the body of the larva but the posterior end of the oval wing rudiment is tilted upward and its longitudinal axis becomes oblique (Text figure I). As far as we have been able to observe this is the regular orientation of the wing rudiments in both the mesothoracic and metathoracic segments.

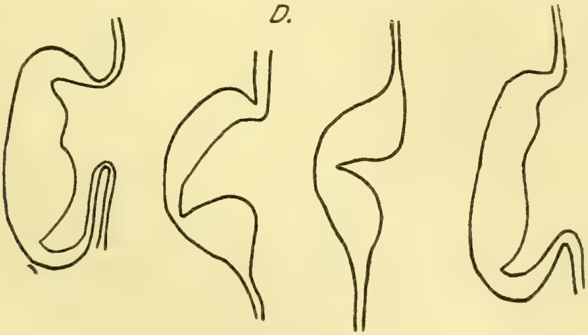
When the disk is well below the surrounding surface it does not necessarily follow that it has taken a certain definite shape. An examination of sections of a number of wing rudiments in this early stage shows that while in a large majority the disk is quite regular in appearance, similar to figures 9*A* and 10*A*, there are many exceptions. Text figure II shows four of these irregularities in which the disk is nearly divided into two parts or the regularity of the outer convex surface has been lost. Such irregularities may remain for some time during the growth of the wing rudiment but do not, we believe, in any way affect the regularity of the wing of the imago.



Text figure I.

Surface view of a wing rudiment from the metathorax, showing position of its longitudinal axis relative to that of the body of the larva. *D*, dorsal; *V*, ventral; *A*, anterior; *P*, posterior. The lower crescent-shaped space between the lower, ventral, margin of the wing rudiment and the adjacent wall of the peripodial cavity. The more median hook-shaped figure represents the dark chitin which is always present. × 220.

As already mentioned the peripodial pore at first decreases in size and changes from a nearly circular to a more oval shape as the disk enlarges; this is shown in figure 11 where the pore is not only



Text figure II.

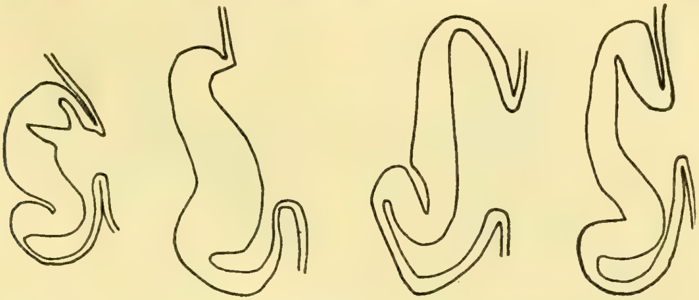
Four transverse sections from different larvae showing irregularities in the shape of the disk. × 280.

of an elongated shape but pointed at both ends. The elongation of the pore was found in all specimens of about this stage but the pointed ends was an exceptional occurence. This surface view was taken from one side of the mesothorax of a larva 10 mm long, the rudiment of the other side was sectioned transversely and is represented in figure 11*A*. The entire evaginated part is nearly circular, the peripodial pore is elongated and not centrally situated but considerably nearer the dorsal than the ventral surface. The darker outer ring that one sees in the surface view is due to looking through a greater thickness of cells represented by line *a—a* in figure 11*A* than at any other part. The relative distance between the boundary of the peripodial pore and the outer margin of the disk, both dorsally and ventrally, is best seen by a comparison in figure 11*A*, of the lines *b—b*, with *c—c*, ventral. The anterior and the posterior ends of the peripodial pore are also unequally distant from the outer margin of the disk.

From the time when the disk is well formed (Fig. 5), and especially at a little later stage, the nuclei nearly all lie nearer its inner than its outer surface; a similar condition is present in the disks during invagination. In the different stages mitotic figures are quite abundant; they are seldom found in the region occupied by the other nuclei, but well out towards the outer surface of the disk (Fig. 13). It is probable that the crowding of the nuclei into the inner portion of the disk does not leave room here for the mitotic figures and that dividing nuclei wander out into the less crowded outer region

Regarding the differences, if any, between the wing rudiments in the two wing-bearing segments nothing but slight variations were found and these were not constant in the majority of the larvae examined. Specimens of larvae both at the beginning and at the completion of invagination were taken, the disks measured, and those of the mesothorax compared with the measurements of those of the metathorax. Very little difference in size was found in any of these specimens and what variation in this respect could be noted was not constant; from this it was inferred that in neither the one nor the other segment was the disk the larger. Ten larvae of another group in which the invagination had begun were taken and the wing rudiments sectioned; these sections were drawn with a camera lucida and compared with each other. From this series it was found that no constant difference between the rudiment of the meso- and metathoracic segments existed.

In no specimen does the disk sink far below the surface and the depth of the peripodial cavity is seldom found to be as great as the thickness of the disk. Evagination of the disk now commences the first indication of this change being seen in a slight indentation along its inner surface (Fig. 12). Up to the time that this last change takes place a large majority of specimens show a great regularity of the disk in its position within the peripodial cavity (Figs. 9*A*, 10*A* and 11*A*) and it is seen to face directly out towards the surface of the thorax and the peripodial pore. With the beginning of evagination this regularity ceases and the apex of the disk, outer surface, becomes more acute and gradually changes to assume a more ventrally directed position; this is more marked in some transverse sections of the disk than in others. At this stage there are naturally a number of variations and irregularities some of which have been shown in text figure III; in whatever way the evagination of the different specimens may differ the apex of the rudiment always has a ventral inclination.



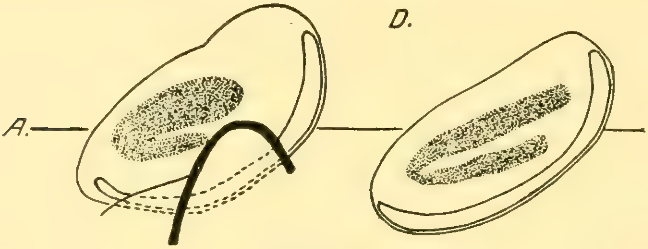
Text figure III.

Sections of four wing rudiments, from transverse sections of the larvae, to show variations and irregularities at stages during early evagination. Dorsal above. ×280.

As evagination continues the size of the rudiment increases, its wall becomes thicker and the cells in this wall are longer and narrower than they were in the early stages. The apex of the disk pushes well out towards the external wall of the peripodial cavity and becomes more ventrally inclined, the peripodial pore lengthens with the growth of the rudiment being only in part seen from surface view (Fig. 14 *Pp*) and the peripodial cavity becomes more elongated and in transverse section the two arms of the crescent (it having in these sections a crescentic shape) elongate and reach up on either side of the rudiment (Text figure IV). In the pocket the entire rudiment occupies a ventral position (Fig. 13 *A*) and the adjacent fat body, now much larger, is seen to occupy the same relative position as in the earliest and subsequent stages. The absence of setae on the area of the wing rudiment is also the same and the darkened cuticula is still seen to cover the underlying rudiment.

Probably no better condition of the wing rudiment after evagination is well started can be had than by an examination of figures 14 and 14*A* where the wing rudiment of a larva 15 mm long is shown in both surface view and sections. At either end the rudiment is longer than the peripodial pore so that there are several sections in which no opening to the exterior is seen (Fig. 14*A*, lower figure). It is here shown that the rudiment is not only elongated but that is is decidely curved, the concavity facing the peripodial pore. This bending of the rudiment continues in the older stages.

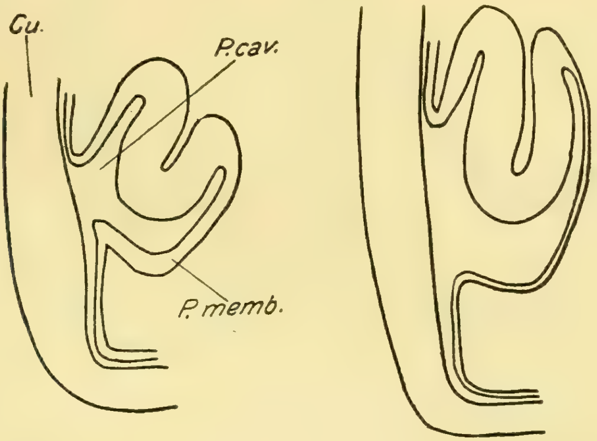
Certain slight differences between the area of the wing rudiment in the two segments at about this stage might be pointed out; these are noticed in a surface view and shown in Text figure IV. This figure represents two views from the meso- and metathoracic segments of the same side of one larva, length not known. The first dissimilarity to be noticed is the different shape of the very dark chitin which is in each represented by a curved piece near the center of the area of the wing rudiment. In both segments this loop is open posteriorly and in the metathorax it is often represented by two nearly parallel rods which may often be disconnected in front and thus appear to be two separate pieces. In the mesothorax it always appears as one piece and the dorsal portion is much larger than the ventral. Another difference, seen in section, is in the greater height in its segment of the rudiment of the mesothorax. These differences are constant and from the shape of the dark cuticular figure one may distinguish these two thoracic segments from each other.



Text figure IV.

Surface view of the area of the wing rudiment of both the mesothorax, to the left, and the metathoracic segment, to the right; both taken from the same side of one larva. *A*, anterior; *D*, dorsal. In the figure from the mesothorax the dark curved piece near the ventral margin which passes out from the area represents the outline of an external piece of chitin which in part interferes with the view. Peripodial pore not drawn. × 280.

With the further increase in size the rudiment shifts its position in the peripodial cavity and, in cross section, is seen to be placed more dorsally on the wall of the cavity, hanging down from the upper part (Text figure V). The free edge of the rudiment is either pointed in a ventral direction of towards the peripodial pore; in the former instance the cavity is more flattened and the rudiment lies more or less parallel to the cuticular layer. In the last cited text figure (V) two rather extreme cases are given and of these the figure to the left is, at this stage of development, the more exceptional. In a series through a rudiment at this stage one can find, by going over all the sections, that the free edge of the rudiment changes its position; it may at some place be found pointed more directly towards the peripodial pore, in other sections be more ventrally directed.

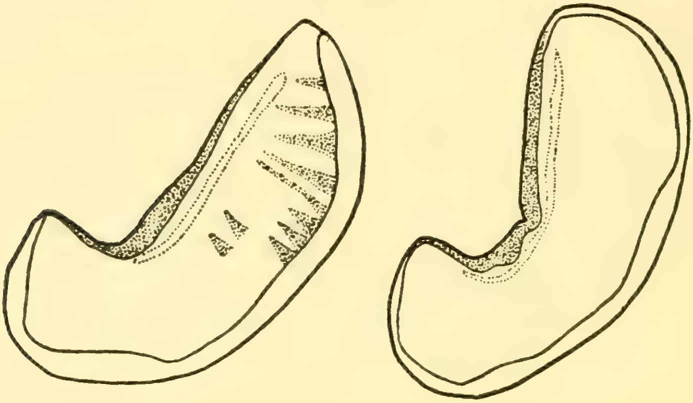


Text figure V.

Sections through a wing rudiment showing difference in position of the rudiment within the peripodial cavity. Dorsal above. *cu*, cuticula; *P.cav*, peripodial cavity; *P.memb*, peripodial membrane. × 280.

Attention has been called to the fact that the rudiment now shows in surface view, that the margins are quite different; the more anteriorly faced one is concave and the more posterior one convex. The curved line forming the anterior cavity is not equally curved throughout, the greatest curvature being one-third the distance from the more ventral end of the rudiment. The posterior margin of the rudiment is more regular than the anterior, and, as development goes on, a greater change is noticed in the latter (Text figure VI). In the relative positions of the two rudiments it is clearly seen that the one on the mesothorax lies with its longitudinal axis nearer the similar axis of the body than does the metathoracic rudiment. The concavity of the anterior margin and the convexity of the posterior one is present in both.

In both of the wing rudiments there is now seen a slight indication of the markings which very soon become so pronounced. In the specimen under consideration (Text figure VI) the markings are noticeable only on the rudiment of the mesothorax. From an examination of a number of specimens of about similar ages it is seen that as soon as the markings appear they first begin at one end and then scatter over the entire surface, this is true of both the rudiments. The earliest appearance of the markings was noticed on the more posterior half or two-thirds of the rudiment although so few specimens were examined for this point that it would not be well to make any statement that this held true for all. The markings are seen as darkened lines or stripes running transversely across the rudiment, they first appear along the more ventral (later distal) margin but are not all long enough to reach the other, more dorsal, one. Many of the markings are thickest where they touch the ventral margin of the rudiment and from here run out to a point at the other end (Fig. 15). The markings grow more distinct on both rudiments and are nearly the same in the one as in the other. Later other markings appear and these are of two kinds: first, there are along the ventral margin other markings similar to those already described except that they are shorter and much more regular in the distance from each other, and



Text figure VI.

Surface view of the mesothoracic (to the left) and the metathoracic (to the right) wing rudiments. Upon the former of these the markings are already present but none are noticed on the latter. Dorsal above, posterior to the right. × 60.

in length; second, above these there are, running in the same general direction, two to five other lines.

A study of sections at this stage shows that there are no thickenings or foldings of the rudiment that would cause the markings to appear in surface view. It was however noticed that at this stage where the markings were visible sections show that the two hypodermal layers forming the rudiment are at places pulled away from each other, this makes the double layer continuous between the open spaces and naturally darker in surface view (Fig. 15*A*). The greater complexity of the markings which comes in an older stage is due to the above fact and also to the folding of the rudiment which later takes place.

With the exception of the earliest stages the wing rudiment has thus far been of a kidney shape but, soon after the appearance of the markings, the outline begins to change and becomes much more irregular. Both of the rudiments may change at the same time or it often happens that specimens are found in which one rudiment retains its younger form after the markings have, on the other one, become more advanced in their development (Fig. 15). However great these irregularities in form may become the rudiment is always more concave on the anterior margin and it is near this margin that the peripodial pore is still seen; this has become a long narrow and very irregular slit and, from a surface view, it is often difficult to find: a study of sections will always show that it is present. In the growth of the rudiment the anterior margin, as just noted becomes more curved and irregular, the lip becomes bent and more or less hides the pore, especially in a flat surface view. The markings and foldings of the rudiment soon become very complex, due to the irregular growth and folding of the rudiment. In *Platyphylax*, as has been noted in other insects, the shape of the rudiment is somewhat influenced by its pressure against the base of the leg; often this at first causes an indentation along the margin to be followed later by a bending of the rudiment.

Most of the rudiments pass through a stage in which their shape is somewhat similar to the left hand figure represented in figure 15, this is about the greatest proportional width that they assume. The next change is generally one of elongation which admits of many variations in the shape of the rudiment. It often happens that the lengthening goes on so that there results at one or both ends a protruding lobe.

At just what period in their development the wing rudiments of

Platyphylax push out from the peripodial cavity and become external is not known; very many larvae were examined but in no case could there be seen, from an external view, any indication that the wing rudiments were partially protruded. It is very doubtful that if a specimen with the rudiment partially protruded was cleared and mounted in balsam any difference could be seen between such a wing rudiment and one entirely within the cavity, as the folding and the transparency would render it difficult to distinguish the one from the other. One half of the thorax of one specimen which we possess was mounted and, as the metathoracic rudiment showed very plainly the broad shape characteristic before elongation and also, dorsally, a lobe which had appeared (Fig. 16) the other half of the same specimen was cut transversely. When studying these sections it was seen that while the rudiment of the metathorax was as yet entirely within the peripodial cavity (Fig. 16*A*) that of the other wing bearing segment was partially protruded (Fig. 16*B*). A comparison of these two sections shows that the lip forming the margin of the peripodial pore has receeded making an opening nearly as large as the surface of the rudiment itself. The distal margin of the rudiment is seen in the metathorax (Fig. 16*A*) to be curved towards the body; in the mesothoracic rudiment (Fig. 16*B*) this part has straightened and become external. What causes the great enlargement of the peripodial pore we are unable to say but, this once started, a pressure from within would easily force the entire rudiment from the cavity and place it external to the body. A further study of these sections shows that in the space between the two layers of the rudiment there are very many leucocytes which would tend to confirm the view that the body fluid plays the principal part in the expulsion of the wings. The opening of the peripodial pore might be due to an increase in the diameter of the thorax and this, followed by a sudden forcing of the body fluid into the rudiment would result in its change from internal to external. There is a thin cuticular layer covering the wing at this stage.

Mercer (8) gives an account of several different theories regarding the expulsion of the wings and then details his own views of the same occurence. He notes the difficulty in accounting for the great enlargement of the peripodial pore and then describes a fusion of the two membranes forming the lip, these are the outer hypodermal layer and the inner peripodial membrane where they pass into each other and form the lip. He holds that these layers fuse, the wall thus formed breaks down and dissapears and we have an enlarged opening through which the internal wing rudiment can reach the outside. While not being able to give any good new explanation of the enlargement of the opening nothing has been noticed corresponding in any way to the fusion above mentioned. My sections were all cut through only a part of the body and it was thus impossible to study the relative diameter at different stages or to notice, if there was any, change in the hypodermis at other parts of the body. During the stage we have been describing, as well as in others, a large amount of exuvial fluid was noticed but does not, as far as we can see, have anything to do with the growth of the wing rudiments or their expulsion from the peripodial cavity.

All the specimens examined indicate that the wing rudiments do not become external until after the larva has closed its case preparatory to pupation. Of all the larvae studied before the closure of the case there was not a single one but that showed the wing rudiments still within the peripodial cavity. The only exact data that can be given on this point is as follows: two larvae were killed ten hours after the final closing of the case, both of these were examined and showed small external wings; in each case these were very similar to figure 17 which is the youngest specimen found with all the wing rudiments external. It would therefore appear that in *Platyphylax* the wings rudiments do not become external until after the larva has entirely closed its case. The wing after its expulsion from the peripodial cavity shows that its outline and the markings upon it have become much more regular (Figs. 17 and 20) and it now lies nearly straight and parallel to the cuticular layer of the body (Fig. 18). Within the pocket the conditions are similar to those found in the earlier stages except in the change of the rudiment itself. The two layers of the wing have been more or less separated from each other (Fig. 15*A*) by the spaces between them, developing wing veins, which have heretofore been somewhat irregular and not sharply defined. These spaces are in the external wing more regular (Fig. 17*A*) and continue to become more so until each developing wing vein is clearly defined (Fig. 21).

Comstock and Needham (2) have called attention to the reduction of the tracheae in the developing wing of the Trichoptera. This is clearly shown in *Platyphylax*; so far in the development no tracheae have been found in the wing although the wing veins and the areas between them have now become clearly defined and noticeable both in surface view and in section. The developing wing veins contain a number of leucocytes. The two layers of hypodermal cells, except where the wing veins are present, come together soon after the wing becomes external, then follows the peculiar elongation of the hypodermal cells already noticed in the developing wings of many insects.

Not only are tracheae absent from the developing wings before their expulsion from the peripodial cavity in *Platyphylax* but at no time do we find the close association with the rudiment of any extra development of tracheae which has been seen in other insects. In the earlier stages there was found a slight development of tracheae at the base of the rudiment (Figs. 8, 12 and 13, *Tr*) but not so marked as that seen by other observers in the insects they studied. Tracheae were first seen within the developing wings sometime after they had become external but were then noticeable only in sections. After the wings finally become straightened in the young pupae each one can be seen to receive a branch from the longitudinal trunk of the side on which it is situated.

After the wing becomes external the markings are seen to be more regular than they were on the internal rudiment and there is a similarity in appearance in either meso- or metathoracic rudiments in larvae of about the same stage of development. We earlier noted the fact that soon after their first appearance the markings became separable into two groups each group lying near the more anterior or the more posterior margin of the rudiment (Figs. 15 and 16 and Text figure VI). As the rudiment becomes bent and crowded within the peripodial cavity these different markings become harder to distinguish and to accurately follow from stage to stage. Each wing rudiment, following its expulsion from the interior, straightens and the markings become regular and clearly defined. The two groups of markings are easily distinguished and also a third which was earlier represented by a few dark lines at the more dorsal margin of the wing rudiment. These three groups would now become the proximal, median and distal group, the two last of these correspond to the only two groups present in the earliest stages. The wings after becoming external continue to enlarge and for some time the wing veins can be easily traced. As long as the last larval skin remains intact the wings occupy a clearly defined and restricted space and their continued growth results in a second period in which they become bent and folded. This folding is generally first noticed by indentations along the anterior margin of the wing, these are then followed by one or more horizontal folds (Figs. 22 and 23). Figure 22 shows the wings of a young pupa just after the last larval skin has split but before it has been removed from around the body and in figure 23 we have another and somewhat older specimen in which the folding is a little more complicated. In the latter figure the wing veins are much more distinct than in the former, this is due to the fact that different methods of preparation and varying degrees of staining make the venation more distinct in some specimens than in others. That the folding of the wings becomes very complicated at this period of development is seen from figure 24 which is a section of one of the wings shown in figure 23. In the section the veins are shown cut in different directions.

The pupa when it has cast the last larval skin is still nearly equal in length to the last larval stage; this soon changes, the pupa shortens and the wings elongate. Each wing is surrounded by its own cuticular layer but the pressure of the last larval skin being removed they loose the folds we have mentioned and become straightened out along the body and at the sides of the pupa. As the wings straighten they also lengthen until they extend back to the middle or end of the fourth abdominal segment, seldom as far as the middle of the fifth segment. In this extended position the anterior wing lies in part over the posterior one (Fig. 25) and they both bend ventrally under the anterior part of the abdomen (Fig. 26). It has just been mentioned that each growing wing is in this stage surrounded by a cuticular layer which soon encloses it as in a sac, as the wing continues to grow this cuticular sac becomes so small for the wing that a third period of bending becomes necessary; the wings occupy this cramped position until the emergence of the pupa when they unfold to assume the normal imaginal form and size.

Attention has already been called to the secretion of chitin by the cells of the rudiment. In some specimens the activity of the cells just under the peripodial pore was such that the cuticular layer directly over the pore was thicker than the surrounding part thus forming, as it were, a plug which fitted into the pore. DEWITZ (3) noticed the same structure in *Trichosagia varia* in which species the pore had narrowed, in *Platyphylax* the plug was formed at an earlier stage before this narrowing occured. In *Platyphylax* the plug is rounded on its inner surface and from it clear viscid threads, representing the new secretion, passed to the cells of the rudiment lying directly underneath. This plug either occurs for only a short time or else is present in but few specimens, the large majority of those examined did not show it but the thickness of the cuticula over the pore was more gradual. Others have found that this chitinous prop is a thin, dark, curved chitinous piece which extends for some distance down between the layers of hypodermis forming the wing rudiment. In *Platyphylax* the secretion which was near the rudiment and extended down into it was never colored.

There has been some discussion regarding the covering by a cuticular layer of the older wing rudiment and the young developing wing. There is no doubt but that such a layer exists in *Platyphylax* as it is easily seen on the outer surface of the hypodermal cells. When evagination of the disk is completed and the wing rudiment is well defined the cuticula is present and at this stage often shows a connection by strands with the inner surface of the cuticular layer which surrounds the body of the larva. Later, after the two layers of the developing wing have more or less fused, sections will show a cuticular covering over the entire surface of the wing (Fig. 21). In the older wing the same thing is true.

The position at which the wing is attached to the body, relative to the tergum and pleurum, is, unless there are differences in the insects studied, something of a controverted question. PACKARD (10) says: "The wings in all hemimetabolous insects are outgrowths from the notum, and not from the flanks or pleurum of the thorax." This he says also holds true of other insects. FRITZ MÜLLER (9) would have the wings arise from the lateral continuations of the dorsal plates of the body segments with which they are connected. COMSTOCK and NEEDHAM (2) say: "It is well known that the wings of insects arise as sac-like folds of the body wall of the second and third thoracic segments. These folds first appear at the point where the suture between the tergum and the pleurum later develops. In most insects with incomplete metamorphosis they are so directly continuous with the tergum and become solidly chitinized with it that they have generally been interpreted as outgrowths from its caudo-lateral margin." TOWER (16): "In the Coleoptera the wing fundiament always occupies a position just below the line where, later, the suture between the pleurum and tergum will originate." From the above it will be seen that opinions differ as to just where the rudiment lies in relation to the external plates of the thoracic segments bearing them.

In the larvae of *Platyphylax* the first two thoracic segments are covered with thicker and darker cuticula than is the metathorax, this is due to the last segment of the thorax being more covered by the larval case. Of the two wing-bearing segments the mesothorax shows the dorsal plate much more distinctly than does the metathorax and in the former segment the lateral margin is more clearly defined. Attention has been called to the two dark cuticular spots which appear on the cuticula over the developing wing rudiment and to the fact that these cannot be seen in the newly hatched larva (Fig. 27) in a surface view. These cuticular spots soon appear and one can than easily see, especially in the mesothorax, that the developing wing rudiment lies under the dorsal plate and somewhat above its lateral margin (Fig. 28 at *). In the last larval skin (Fig. 29) the same thing can be seen but here the wing rudiment lies a little nearer the lateral margin of the dorsal plate than in the earlier stage. It would appear that when the wing becomes external its position would be between the tergum and the pleurum.

Summary.

The wing rudiments of *Platyphylax* first appear in the larva soon after hatching, probably second instar, and are noticed as small disk-like thickenings of the hypodermis lying each under a small dark marking of the cuticular layer.

Each disk invaginates and, in sinking below the surface, forms a peripodial cavity which communicates with the outside by a peripodial pore. The disk is at first circular but soon elongates and then lies oblique to the longitudinal axis of the body of the larva.

The cuticular layer just over the rudiment differs from the surrounding part in being darker and free from small setae. The cuticular layer is secreted at all stages by the cells of the rudiment.

The disk evaginates and soon grows so large that a folding of the rudiment within the peripodial cavity is necessary.

The peripodial pore becomes a long narrow slit through which the wing rudiment leaves the peripodial cavity and becomes external.

While still within the peripodial cavity dark markings appear upon each rudiment, this forms alternating light and dark areas upon the wing; the former become the wing veins and the latter the areas between them.

Tracheae do not enter the developing wings until they have become external and the wing veins have been formed.

The wings become external soon after the larva has closed its case for pupation.

Each wing rudiment is situated under the dorsal plate a little above its lateral margin.

Zoological Laboratory, University of Wisconsin, January, 1913.

Bibliography.

1. Maude H. Anthony, The metamorphosis of Sisyra. Amer. Natural. Vol. XXXVI. 1902.
2. J. H. Comstock and J. G. Needham, The wings of insects. Amer. Natural. Vol. XXXII. 1899.
3. H. Dewitz, Über die Flügelbildung bei Phryganiden und Lepidopteren. Berlin. Entom. Zeit. Bd. XXV. 1881.
4. J. Gonin, Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères. Bull. Soc. vaud. sc. nat. Vol. XXX. 1894.
5. E. Krüger, Über die Entwicklung der Flügel der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer. Inaug. Diss. Göttingen 1898.
6. H. Landois, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Schmetterlingsflügels in der Raupe und Puppe. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXI. 1871.
7. H. Lübben, Über die innere Metamorphose der Trichopteren. Zool. Jahrb., Anat. Vol. XXIV. 1907.
8. W. F. Mercer, The development of the wings in the Lepidoptera. Journ. N. Y. Entom. Soc. Vol. VIII. 1900.
9. F. Müller, Über die Entwicklung der Insektenflügel. Jena. Zeit. Bd. IX.
10. A. S. Packard, A Text-Book of Entomology. New York 1898.
11. P. Pancritius, Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwicklung. Inaug.-Diss. Königsberg 1884.
12. W. Patten, The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of Blatta germanica. Q. J. M. S. Vol. XXIV. N. S. 1884.
13. F. J. Pictet, Recherches pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Phryganides. Genève 1834.
14. N. Poletajeff, On the development of the wings by the Phryganeidae. Horae Soc. Entom. Ross. Vol. XVII. 1882. Russian.
15. P. B. Powell, The development of the wings of certain beetles, and some studies of the origin of the wings of insects. Journ. N. Y. Entom. Soc. Vol. XII. 1904 and Vol. XIII. 1905.
16. W. L. Tower, The origin and development of the wings of Coleoptera. Zool. Jahrb., Anat. Vol. XVII. 1903.
17. G. Zaddach, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliedertiere. I. Die Entwicklung des Phryganideneies. Berlin 1854.

Explanation of plates.

All figures drawn with a camera lucida.

A, anterior;
Cu, cuticula;
D, dorsal;
Ft, fat body;
Hyp, hypodermis;
M, muscle;

Tr, trachea;
Pp, peripodial pore;
P.cav, peripodial cavity;
Pro, prothorax;
Mes, mesothorax, also mesothoracic; rudiment or wing;
Met, metathorax, also metathoracic rudiment or wing.

Plate XXVII.

Fig. 1. Transverse section of a larva, just emerged, showing one of the pockets on the side of the thorax along the outer wall of which the wing rudiment develops. The area of the wing rudiment is indicated by a bracket and it will be noticed that here the cuticular layer is thicker and much darker than over the rest of the pocket. Just inside the cuticula is the layer of hypodermal cells. ×1100.

Fig. 2. From a transverse section of a larva 5 mm in length, showing the hypodermal layer which covers the area of the wing rudiment of a larva. Cuticular layer not shown. ×1100.

Fig. 3. Section through the area of the wing rudiment of a larva 5 mm long — a little later stage than figure 2. The cuticula is drawn and shows the darkened portion under which the wing rudiment has started to develop. ×1100.

Fig. 4. Transverse section through the thorax of a larva 7,5 mm long showing that within the area of the wing rudiment the cuticula (*cu*), is without setae and the hypodermis, *Hyp.*, free from pigment. Dots in the cytoplasm represent the pigment granules. ×1100.

Fig. 5. Section of the developing wing rudiment from a larva 8,5 mm in length. The nuclei of the central cells in the wing rudiment are now arranged radially to the surface. The part here figured is represented in the bracket in figure 6. ×1100.

Fig. 6. Entire pocket from a larva 8,5 mm long. The bracket shows the part more highly magnified in figure 5. ×140.

Fig. 7. Wing rudiment from a transverse section of a larva 6 mm long. Beginning of invagination. Outer surface above. Cuticula not drawn. ×1100.

Fig. 8. Section of the wing rudiment from a larva 10 mm long showing a further stage of invagination. Exterior to the invaginated part the cuticular layer was thick and brown. The secretory activity of the cells is shown in the strands which are seen from the outer surface of the cells connecting, in part, with the inner surface of the cuticula which, in the section, has been pulled slightly away from the hypodermis and is omitted from the drawing. ×875.

Fig. 9. Surface view of wing rudiment from a larva 10 mm in length; the disk has invaginated below the surface. ×280.

Fig. 9*A*. Section of the wing rudiment from the opposite side of body of the same larva as figure 9. ×280.

Fig. 10. Surface view of wing rudiment. Shown in section in the next figure. ×280.

Fig. 10*A*. Section of the wing rudiment from opposite side of body to figure 10. Position of section represented by line $a-a$ in preceding figure. × 280.

Fig. 11. Surface view of wing rudiment from the mesothorax of a larva 10 mm long. The peripodial pore is more apt to be rounded than is figured here. ×280.

Fig. 11*A*. Transverse section of a wing rudiment from the other side of the same segment as that of preceding figure. *a—a* represents that portion which gives the outer circle in surface view. *b—b* and *c—c* show relative greater distance dorsal than ventral. ×280.

Plate XXVIII.

Fig. 12. Later stage in the invagination, just as the disk starts to evaginate. From a transverse section of a larva 14 mm long. Cuticular layer not drawn. ×600.

Fig. 13. Later stage of evagination of the disk, from a transverse section of a larva, length not known. The newly secreted chitin is shown extending from the outer surface of the disk, through the peripodial pore and on to the inner surface of the cuticular layer. ×600.

Fig. 13*A*. The entire pocket, other side of same larva as preceding figure, showing the relation of the wing rudiment to the other parts. ×140.

Fig. 14. Surface view of a wing rudiment from a larva 15 mm in length. ×140.

Fig. 14*A*. Two sections from same larva as preceding figure but from the opposite side of the body. Dorsal is below. ×140.

Fig. 15. Surface view of the mesothoracic (*Mes.*) and metathoracic (*Met.*) wing rudiments drawn in their natural relative position to each other. ×60.

Fig. 15*A*. Section of metathoracic wing rudiment of preceding figure, from other side of body. ×140.

Fig. 16. Surface view of a metathoracic wing rudiment from a larva 18 mm long. The marking and bending is so complicated that they have only in part been drawn. ×60.

Fig. 16*A*. Section through the metathoracic wing rudiment, other side of body, of preceding figure showing the entire pocket. The cells of the hypodermis are drawn diagramatically to more easily distinguish this from the other parts of the figure. ×60.

Fig. 16*B*. Hypodermal layer, including wing rudiment, from the mesothorax of same larva. The cells are diagramatically drawn. This figure shows the rudiment partially protruded from the peripodial cavity. ×60.

Fig. 17. Surface view of the wing rudiments, now external. These are drawn in their relative natural position to each other and represent the earliest stage of external wing seen. ×40.

Fig. 17*A*. Section of wing rudiment from one of those of preceding figure. Cells drawn diagramatically. ×105.

Fig. 18. Transverse section of entire pocket showing protruded wing and its relation to the other parts. Slightly older than figure 17. ×90.

Plate XXIX.

Fig. 19. Section through part of a wing rudiment, a little older stage than that represented in figure 17. The two layers of the hypodermal cells have throughout part of the distance come together. A section of a wing vein is shown containing a number of leucocytes, *Leu.* ×600.

Fig. 20. Surface view of two external wings in their relative position to each other. ×40.

Fig. 21. Two transverse sections through the same wing nearly the same age as that from which figure 20 was drawn. ×60.

Fig. 22. View of the developing wings of a young pupa just after the splitting of the last larval skin. The wings have been confined within the old larval skin and have become much folded. ×10.

Fig. 23. Somewhat older stage than the preceding, showing a still greater folding of the wings. × about 10.

Fig. 24. Transverse section of a wing of about the same stage as preceding figure. The wing veins have been cut transversely and obliquely and are shown as light spaces in the wing. ×40.

Fig. 25. Lateral view of a pupa. The posterior wing is somewhat covered by the anterior one. Most of the antennae and legs have been removed. None of the detail of the mouth parts, legs, etc. has been drawn. Head, thorax and three first abdominal segments shown. × about 5.

Fig. 26. Dorsal view of the same pupa as preceding figure. The head, thorax and four abdominal segments have been drawn. × about 5.

Fig. 27. External view of the three thoracic segments of a recently hatched larva. ×105.

Fig. 28. External view of the meso- and metathoracic segments of a larva 8,5 mm long. A transverse section of the other side of this larva shows that the wing disk has just formed. The two dark places on the cuticula are shown at * and somewhat below can be seen the lateral margin of the dorsal plate. ×25.

Fig. 29. External view of a small part of the meso- and metathorax, from the last larval skin after it has been cast. The darkened cuticular areas over the wing rudiments are seen at *. × about 10.

Über Perlen und Perlbildung.

Von

Dr. **Friedrich Alverdes.**

(Aus dem zoologischen Institut zu Marburg.)

Mit Tafel XXX und XXXI.

Inhalt.

Seite
1. Einleitung 598
2. Literaturübersicht 599
3. Material und Methoden 603
4. Einteilung der Perlen 606
5. »Kernlose« Perlen 607
6. Perlen mit »Periostracumkern« 610
7. Über den Perlsack 614
8. Parasiten und Fremdkörper als Perlkerne 619
9. Injektionsversuche 624
10. Vorschläge zur künstlichen Erzeugung von Perlen 627
11. Zusammenfassung 628
Literatur 629
Erklärung der Abbildungen 632

1. Einleitung.

Seit altersher — soweit überhaupt unsre historischen Quellen reichen — erfreuen sich Perlen einer besonderen Wertschätzung in den Augen der eleganten Welt. Man kann eine Perle gelegentlich in einer jeden Muschel finden; häufiger sind dieselben nur in einigen wenigen Arten anzutreffen.

Darüber, was wohl ihre Bildung im Innern der Muschel verursacht hat, machte man sich in früheren Zeiten nicht viel Gedanken, sondern ließ es sich genügen bei mehr oder minder naiven Erklärungsversuchen. Dessenungeachtet sind seit Jahrhunderten mannigfach Versuche angestellt worden, die Perlproduktion dadurch zu heben, daß man die

Perlmuscheln durch Anwendung der verschiedenartigsten Mittel zu einer vermehrten Perlbildung anzuregen sich bemühte. Alle diese Versuche haben bis auf den heutigen Tag zu keinem rechten Erfolge geführt.

Denn etwas derartiges ist selbstverständlich überhaupt nur dann möglich, wenn man weiß, welchen Ursachen eine Perle ihre Entstehung verdankt. Erst in allerneuester Zeit — und zwar hauptsächlich erst in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts — hat sich die exacte Forschung dieses Problems angenommen. So sind, besonders in den letzten Jahren, eine große Anzahl von Untersuchungen hierüber angestellt worden, da die Lösung dieser Frage nicht nur rein wissenschaftliches Interesse bietet, sondern auch von hervorragender praktischer Bedeutung ist.

Auch die vorliegende Arbeit will nicht nur einen Beitrag zur Kenntnis der Perlen geben; es soll vielmehr gleichzeitig versucht werden, betreffs der künstlichen Erzeugung derselben auf Grund der vorgenommenen Untersuchungen und Experimente einen Fingerzeig zu geben, der vielleicht für die Praxis von Bedeutung werden kann.

Ich begann meine Untersuchungen, als RUBBEL die seinigen über *Margaritana* im hiesigen Institute abgeschlossen hatte. Ich möchte Herrn Dr. A. RUBBEL auch an dieser Stelle Dank sagen für das freundliche Entgegenkommen, mit dem er mir die von ihm angefertigten Präparate zur Durchsicht zur Verfügung stellte.

Zu großem Danke verpflichtet bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Prof. Dr. E. KORSCHELT, für das gütige Interesse, das er dem Fortschreiten meiner Arbeit entgegenbrachte. Ebenso drängt es mich, Herrn Privatdozent Dr. W. HARMS für manchen guten Ratschlag meinen besten Dank abzustatten.

2. Literaturübersicht.

Die Literatur über Perlen und Perlbildung ist, wie ich bereits andeutete, recht umfangreich. Ich muß es mir daher versagen, hier ausführlich auf die verschiedenen Arbeiten einzugehen und kann dies umso eher, als bereits mehrere der früheren Autoren eine eingehende kritische Besprechung der Literatur geliefert haben. Außerdem erschien erst kürzlich ein umfassendes Referat aus der Feder KORSCHELTS über den augenblicklichen Stand der Kenntnisse betreffs unsers Themas. Nur einige wenige Punkte, die mir besonders bedeutungsvoll erscheinen, möchte ich hervorheben.

Bekanntlich bestehen die Perlen aus denselben vier Substanzen wie die Muschelschalen, nämlich aus Periostracum, Prismenschicht, Perlmutter und Hypostracum (letzteres auch helle oder Stäbchenschicht genannt). Liegen dieselben bei der Schale in ebenen parallelen Schichten übereinander, so sind sie bei den Perlen in konzentrisch sich umschließenden Kugelschalen — oder wenigstens Teilen von solchen — angeordnet. Es können sich in einer Perle alle vier genannten Schichtarten vorfinden, doch ist dies durchaus nicht immer der Fall; oft enthält eine Perle nur drei oder zwei, in seltenen Fällen sogar nur eine der Schichten.

Bei der Schale ist bei der Ablagerung der verschiedenen Substanzen zumeist eine gewisse Ordnung innegehalten; zu äußerst liegt Periostracum, dann folgt Prismenschicht und hierauf Perlmutter, doch kommen auch gewisse Abweichungen vor und zwar dadurch, daß auf die Perlmutterlagen wieder Periostracum und Prismenschicht folgen kann und so fort. Hier und da treten noch Schichten von Hypostracum hinzu, doch erreichen dieselben nie eine größere Mächtigkeit. Das Aufeinanderfolgen der Schichtarten in einer Perle ist nun vollends an keinerlei Regel gebunden. Hier können sie einander in buntem Wechsel ununterbrochen ablösen.

Eine jede Perle ist innerhalb eines Perlsackes gebildet worden. Dieser hat, wie wir später noch genauer sehen werden, zweifellos aus dem Mantelepithel seinen Ursprung genommen und ist daher, wie auch das letztere, imstande, die vier verschiedenen Schalensubstanzen abzuscheiden. Daß eine jede Stelle der Manteloberfläche ebenso wie der Perlsack dies vermag, ist durch die schönen Untersuchungen von Rubbel gezeigt worden.

Eine Perle ist in den allerseltensten Fällen kugelrund, meist ist sie von unregelmäßiger Gestalt. Solche Perlen sind im Handel unter dem Namen Barockperlen bekannt. Manchmal sind dieselben durch Verschmelzung mehrerer Perlen untereinander entstanden. Dieser Vorgang vollzieht sich in der Weise, daß zwei benachbarte Perlen im Laufe der Zeit an Größe zunehmen und so allmählich aneinanderstoßen; es verwachsen dabei ihre beiden Perlsäcke zu einem einzigen. Indem dieser fortfährt, Substanz abzuscheiden, werden die beiden Perlen allmählich zu einer einzigen verkittet. Auf diese Weise können durch Verschmelzung vieler Perlen ganze Perlkonglomerate entstehen.

Wie nun eine Perle mit einer andern, so kann auch eine Perle mit der Schale verwachsen. Dies geschieht, indem das Perlsackepithel einer nahe der Körperoberfläche gelegenen Perle beim Heranwachsen derselben mit dem Epithel des Mantels in Berührung tritt und mit diesem zu einer einheitlichen Epithellage verschmilzt. Bei weiterer Secretion von Schalensubstanz wird die Perle mit der Schale verlötet. Wir haben es dann mit einer sogenannten »Schalenperle« zu tun. Diese kann allmählich durch Auflagerung zahlreicher Schichten ganz in der Schale verschwinden, so daß sie nur noch auf Querschliffen oder Schnitten nachzuweisen ist. Aber auch dann noch läßt sich aus ihrer Struktur erschließen, daß sie einstmals im Innern des Mantels von einem Perlsack umgeben gelegen hat, da sie sich aus konzentrischen Schichten aufbaut, deren Vorhandensein man sich nur auf die angegebene Weise erklären kann.

Wohl zu unterscheiden von diesen »Schalenperlen« sind die sogenannten »Schalenconcretionen« (»blisters«). Dieselben sind dadurch entstanden zu denken, daß irgendein Fremdkörper zwischen Mantel und Schale geriet und dann durch secernierte Schichten überdeckt wurde.

In diesem Sinne sind die von Chinesen und Japanern künstlich erzeugten, der Schale anhaftenden halbkugelförmigen Perlen nichts als Schalenconcretionen; die experimentelle Erzeugung von freien, im Mantel gelegenen und aus konzentrischen Schichten aufgebauten Mantelperlen ist dagegen bis jetzt noch nicht gelungen.

Über die Entstehungsursache der Perlen sind bekanntlich im Laufe der Zeit die verschiedensten Ansichten geäußert worden. In DE FILIPPI und KÜCHENMEISTER haben wir die Urheber der vielumstrittenen Parasitentheorie zu erblicken. Ersterer traf bei *Anodonta cygnea* L. aus dem See von Racconigi im Centrum der zahlreich vorhandenen Perlen Gebilde an, in denen er Parasiten der Muschel wiederzuerkennen glaubte und zwar sowohl Milben wie Distomeen, in einem Falle auch ein *Echinostomum*.

Er war der Überzeugung, in ihnen die Erreger der Perlbildung entdeckt zu haben. KÜCHENMEISTER fand kurz darauf bei der Untersuchung von Perlen der Flußperlmuschel, *Margaritana margaritifera* L., im Mittelpunkte derselben ebenfalls Milben.

In der Folgezeit wurden die Angaben der beiden Autoren über den parasitären Ursprung der Perlen bei Süßwassermuscheln nur durch einen Fund von DUBOIS bestätigt, der bei *Anodonta cygnea* in mehreren Perlen Distomeen fand; alle andern Autoren widersprechen ihnen auf das Entschiedenste.

So konnten PAGENSTECHER, MÖBIUS, v. HESSLING und später RUBBEL in Perlen von *Margaritana* und *Anodonta* keine Parasiten entdecken. Sie fanden im Innern der Perlen verschiedenartige andre

Gebilde. Pagenstecher faßte dieselben teils als Fremdkörper und teils als Schleim auf; bemerkenswert erscheint mir eine Angabe von ihm, daß er in einigen Perlen keine Spur von einem Kern gefunden habe, der sich von den ihn umgebenden Schichten irgendwie abgehoben hätte. v. Hessling deutete die Kerne mancher Perlen ebenfalls als ins Innere der Muschel hineingeratene Fremdkörper; andre Perlen jedoch dachte er sich auf die Weise entstanden, daß sich um eines der gelben Körnchen, welche sich überall im ganzen Mantel zerstreut finden, Perlschichten gebildet hätten. Auch Möbius und Rubbel fanden in den Perlen die gelben Körnchen und letzterer macht ausschließlich diese für die Perlbildung bei *Margaritana* verantwortlich.

Anders lauten die Angaben derjenigen Autoren, die die Perlen mariner Muscheln untersuchten. Hier fand die Parasitentheorie zunächst eine volle Bestätigung. Möbius traf, im Gegensatz zu seinen Befunden bei Süßwassermuscheln, in Perlen mariner Formen Überreste von Arthropoden an. Übereinstimmend bekunden Garner, Giard und Herdman und Hornell, daß bei *Mytilus* die Entstehung der Perlen durch Distomeen verursacht werde; für *Margaritifera* wird von Kelaard, Giard, Diguet und Herdman und Hornell angegeben, daß dieser Vorgang durch Cestoden-Larven hervorgerufen wurde.

Demgegenüber nehmen zwei neuere Autoren, Dubois und Jameson, nur in gewissen Fällen einen parasitären Ursprung der Perlen mariner Muscheln an. Bei Dubois spielen Sporozoen als Ursache der Perlbildung eine große Rolle, indem sich bei *Mytilus* nur um diejenigen Distomeen, die von Sporozoen abgetötet wurden, Perlen bilden sollen; bei *Pinna nobilis* und *Margaritifera* beschreibt er Sporozoen als Perlkerne. Außerdem aber sah er zahlreiche Perlen, in denen sicherlich keine Parasiten vorhanden waren, so bei *Pinna* und *Margaritifera*, wo zu innerst ein gelbes Körnchen, Schleim oder überhaupt kein nachweisbarer Kern lag. Das letztere beobachteten übrigens auch Herdman und Hornell in einigen wenigen Fällen bei *Margaritifera* und bei *Mytilus*.

Jameson sah bei *Mytilus*-Perlen sowohl Distomeen wie undefinierbare Granulationen, bei solchen von *Margaritifera* jedoch in keinem Falle einen Parasiten. Hier fand er zumeist als Perlkern klumpige Massen, welche er für pathologische Abarten der normalen Schalensubstanzen erklärt, die durch ihr Auftreten die Bildung der Perlen hervorrufen sollen. Auch eingedrungene Fremdkörper gibt er in einigen Fällen als Ursache der Perlbildung an.

Über die Entstehung des Perlsackes sind die verschiedensten Ansichten laut geworden. Darüber ist sich allerdings die Mehrzahl der Autoren — sofern sie zu dieser Frage überhaupt Stellung nehmen — einig, daß derselbe von der ectodermalen, der Schale zugekehrten Manteloberfläche aus seinen Ursprung genommen haben muß. Denn anders könne die Produktion der verschiedenen Schichten in derselben Ausbildung wie bei der Schale nicht erklärt werden. Einen hiervon abweichenden Standpunkt vertritt v. Hessling, welcher für tief im Innern des Mantels gelegene und von einem nur schwer nachweisbaren Perlsack umgebene Perlen eine Bildung von mesodermalen Zellen aus annimmt.

Hein nimmt eine derartige Entstehung des Perlsackes für alle Perlen an. Außerdem wäre hier noch Dubois zu nennen, der den Perlsack zwar vom Ectoderm ableitet, der aber am Aufbau der Prismenschicht mesodermale Wanderzellen sich beteiligen läßt.

Die Entstehung des Perlsackes vom Ectoderm aus haben sich die Autoren verschieden vorgestellt. v. Hessling spricht von einer Einwucherung, Giard und Herdman und Hornell glauben, daß Zellen der Manteloberfläche beim Einwandern des Parasiten mit ins Innere hineingeschleppt wurden, doch vermuten Herdman und Hornell, daß in gewissen Fällen ectodermale Zellen auch aktiv zu einem einen Reiz ausübenden Körper von der Oberfläche her ins Innere hinein wandern könnten. Boutan und Rubbel lassen den Perlsack durch eine Einstülpung entstehen. Nach Boutan vollzieht sich dieser Vorgang bei Anwesenheit eines Parasiten zwischen Mantel und Schale, nach Rubbel kann das Vorhandensein eines gelben Körnchens im Epithel denselben hervorrufen.

3. Material und Methoden.

Zu meinen Untersuchungen zog ich Perlen verschiedener Muschelarten heran. Zunächst standen solche von *Margaritana margaritifera* L. aus der Lohr, einem Bache des Spessarts, zur Verfügung. Die Beschaffung des Materials geschah meist in der Weise, daß ich an Ort und Stelle die Perlen mitsamt dem umgebenden Gewebe aus dem Mantel der Muschel herausschnitt und in die Fixierungsflüssigkeit einlegte. In einigen Fällen jedoch transportierte ich die Tiere lebend nach Marburg und nahm hier erst die Präparation vor. Zum Fixieren wurde sowohl Zenkers wie Flemmings Gemisch benutzt. Ersteres ließ ich mehrere Stunden, letzteres meist 2 Tage einwirken. Bei diesen beiden Flüssigkeiten erfolgt durch das Vorhandensein der Essigsäure gleichzeitig eine Entkalkung der Perlen, die wegen des hohen Prozentgehaltes an Säure sehr heftig verläuft, wobei Zerreißungen der Perlschichten und des Gewebes leicht vorkommen.

Um dieses zu vermeiden, wurde eine Fixierung mit säurefreien Gemischen versucht, so mit MÜLLERscher Flüssigkeit und mit angewärmtem Sublimat + Alc. abs. (= 1 : 1). Die Entkalkung wurde dann mit 2%iger Salpetersäure vorgenommen, nachdem zuvor die Objekte in Celloidin oder Nelkenöl-Kollodium eingebettet waren. Doch zeigte sich bei diesen Methoden trotz des viel langsameren Ablaufs der Entkalkung kein wesentlicher Fortschritt gegenüber den früheren Resultaten. Ich kehrte daher wieder zu FLEMMINGscher und ZENKERscher Flüssigkeit zurück, zumal bei einer Anwendung nicht angesäuerter Gemische der Zustand der Gewebe oft viel zu wünschen übrig ließ.

Es ist eine jede Entkalkung, und mag sie noch so vorsichtig geschehen, bei derart kalkreichen Objekten stets eine recht gewaltsame Art der Behandlung, da sie Schrumpfungen, Verzerrungen und Zerreißungen der zurückbleibenden organischen Grundsubstanz unvermeidlich im Gefolge hat. Leider aber ist sie der einzige Weg, um die Perlen zur Zerlegung in Schnittserien geeignet zu machen.

Außer Perlen von *Margaritana* untersuchte ich solche von *Anodonta cygnea* L. und *Unio pictorum* L. aus der Umgegend von Marburg. Die der ersteren Art wurden mitsamt dem umschließenden Gewebe auf die angegebene Weise mit Sublimat + Alc. abs. und 2%iger Salpetersäure behandelt, diejenigen der letzteren mit FLEMMINGS und ZENKERS Gemisch.

Außerdem untersuchte ich Perlen von *Mytilus edulis* L. Ich kaufte die betreffenden Tiere in lebendem Zustande in einer Hamburger Fischhandlung. Es waren große Exemplare von etwa 8 cm Länge; über ihre Herkunft wurde mir angegeben, daß sie in der Umgegend von Kiel gesammelt waren. Die Fixierung geschah mit FLEMMINGschem Gemisch.

Auch von *Ostrea edulis* L. konnte ich einige Perlen beschaffen. Ich erhielt dieselben gelegentlich eines Aufenthaltes in Dänemark; die Tiere stammten aus dem Limfjord in der Nähe der Insel Mors. Leider mußte ich mich zur Fixierung mit denaturiertem Spiritus begnügen, da mir nichts andres zur Hand war; entkalkt wurde mit Salpetersäure.

Sämtliche Objekte wurden in Schnittserien von 5 μ Dicke zerlegt. Gefärbt wurde in weitaus den meisten Fällen, indem die Schnitte zunächst mit Anilinwassersafranin und dann mit Wasserblau behandelt wurden. Die Kombination dieser beiden Farbstoffe in der angegebenen Reihenfolge ist meines Wissens zum ersten Male von mir mit Erfolg angewandt worden.

Das Anilinwassersafranin wurde in der von Harms vorgeschriebenen Zusammensetzung benutzt:

200 g Aqua dest. + Anilin gesättigt,
100 g Alc. abs.,
1 g Safranin.

Das Wasserblau verwandte ich in gesättigter Lösung von Pikrinsäure und zwar kann man dieselbe nach Blochmann mit Wasser und nach Prell (nach einer mündlichen Mitteilung) mit 96%igem Alkohol ansetzen. Bei Gebrauch einer alkoholischen Lösung ist die Behandlung der Objekte bedeutend einfacher als bei der wässerigen, da man nicht genötigt ist, die aufgeklebten Schnitte durch die ganze Alkoholreihe bis ins Wasser hinabzubringen.

Die Färbung wird in der Weise vorgenommen, daß man zuerst mit Safranin gründlich durchfärbt; dann wird einige Minuten in 96%igem Alkohol differenziert. Hierauf bringt man die Schnitte in das Wasserblau, in dem sie wenige Minuten belassen werden. Die Wirkungsweise des Farbstoffes ist die, daß er aus gewissen Gewebselementen die rote Farbe sehr rasch herauszieht, während bei andern dieser Prozeß langsamer vor sich geht, so daß hier eine Mischfarbe auftritt; wieder andre Teile nehmen das Blau zunächst überhaupt nicht auf.

So entsteht bei gutem Gelingen eine reich abgestufte Vielfachfärbung. Es sind dann sämtliche Zellkerne leuchtend rot, das Plasma der Epithelzellen ist schiefergrau bis blau, manchmal auch grünlich; Bindegewebe zeichnet sich stets durch tief blaue Färbung aus. Die Muskelfasern sind je nach dem Grad der Differenzierung rot oder grünlich, treten aber immer sehr deutlich hervor. Nerven erscheinen unter Umständen violett, meist jedoch blau. Schleimzellen bekommen bereits durch das Safranin eine violette Tönung; dieselbe wird durch die Nachfärbung noch wesentlich verstärkt. Bei der Schale und den Perlen erhielt ich durch die Doppelfärbung eine sehr schöne Differenzierung der Substanzen, indem sich das Periostracum rot, die organische Grundsubstanz der kalkigen Schichten dagegen blau färbte.

Sehr wesentlich ist für das Gelingen der Färbung eine gute Fixierung, am besten mit Flemmings Gemisch; denn sonst kann dieselbe oft recht schmutzig und verwaschen ausfallen.

Außer der angegebenen Färbung wandte ich zur Kontrolle und Ergänzung noch solche mit Delafields Hämatoxylin und Eosin und mit Anilinwassersafranin allein an. Differenziert wurde im letzteren Falle mit Salzsäure-Alkohol (= 1 : 1000). Wenn auch in den Figuren fast ausschließlich mit Safranin und Wasserblau behandelte Präparate abgebildet sind, so wurden doch stets die an solchen gewonnenen Resultate mit den andern Färbungen nachgeprüft.

4. Einteilung der Perlen.

Wie wir sahen, haben nur wenige Autoren eine einzige Ursache für die Entstehung der Perlen verantwortlich gemacht; die meisten nehmen an, daß ihre Bildung durch verschiedenartige Ursachen hervorgerufen werden kann. Man hat bei diesen Erklärungsversuchen stets dasjenige Gebilde, das im Centrum der Perle liegt, den Perlkern, als den eigentlichen Anreiz zur Perlbildung aufgefaßt.

Auch ich fand, wie ich gleich hier vorwegnehmen will, durchaus nicht in allen von mir untersuchten Perlen dieselbe Art von Perlkernen, vielmehr habe ich als solche ganz unterschiedliche Bildungen angetroffen.

Wir können die Perlen nach dieser Verschiedenheit ihrer Kerne in mehrere Gruppen einteilen. Es erscheint mir bemerkenswert, daß man sämtliche Perlkerntypen bei fast jeder Muschelart wiederfinden kann. Hieraus ergeben sich für die Beurteilung gewisse einheitliche Gesichtspunkte. Man ist nicht genötigt, die verschiedenen Muscheln nach der Reihe auf ihre Perlen hin durchzusprechen, sondern kann vielmehr von einer Betrachtung der einzelnen Typen ausgehen.

Im folgenden soll in Form einer einleitenden Übersicht eine Charakteristik derselben gegeben werden. Um diese durchführen zu können, muß ich jedoch ein wenig vorgreifen.

Rein äußerlich kann man die Perlen einteilen in solche, bei denen im Mittelpunkt kein eigentlicher Kern nachzuweisen ist und in solche, bei denen sich im Innern mehr oder minder deutlich ein Kern abhebt.

Sehen wir uns die Perlen der zweiten Gruppe genauer an, so finden wir unter ihnen zunächst solche, bei denen der Kern nicht durch einen Fremdkörper gebildet wird, sondern wo er aus einer der vier Schalensubstanzen besteht. Insofern ist hier jedoch ein Unterschied gegenüber den »kernlosen« Perlen festzustellen, als der »Kern« aus einer andern Schichtart besteht als die weiter außen liegenden Lamellen, so daß er dadurch stark hervortritt. Nehmen wir an, im Mittelpunkt befände sich Periostracum und dieses würde von Perlmutterlagen umgeben, so hätten wir einen sehr deutlichen »Kern« in der betreffenden Perle. Der Unterschied zwischen den »kernlosen« und dieser Art kernhaltiger Perlen ist also nur ein äußerlicher. Denn es findet sich bei beiden Schalensubstanz bis ins Centrum hinein, und ob sich im Innern dieselbe oder eine andre Schichtart findet wie weiter außen, ist prinzipiell gleichgültig.

Demgegenüber stehen Perlen, in denen sich Kerne finden, die sicherlich nicht aus Schalensubstanz bestehen. So sind im Centrum mancher Perlen Bildungen anzutreffen, die man als Gewebereste deuten muß; ich möchte annehmen, daß dieselben von der betreffenden Muschel selbst stammen. Ferner sind als Perlkerne vielfach Fremdkörper und Parasiten beschrieben worden.

Wenn wir nach der Bildungsursache der zuletzt genannten Perlen fragen, so haben wir eine solche zweifellos in der Einführung des im Mittelpunkte befindlichen fremden Bestandteils zu suchen, in einem Eingriff von außen — einer körperfremden Ursache. Wenn wir diese Frage inbetreff der ersten Gruppe von Perlen aufwerfen, so ist dieselbe viel schwerer zu beantworten, denn eine eigentliche anstoßgebende Ursache ist nicht ohne weiteres aufzufinden. Wir dürfen vielleicht annehmen, daß in diesem Falle der Anstoß von Vorgängen innerhalb des Organismus der Muschel ausging; wir können dann von körpereignen Ursachen sprechen.

5. „Kernlose“ Perlen.

»Kernlose« Perlen sind bereits PAGENSTECHER, HERDMAN und HORNELL und DUBOIS aufgefallen. Wie ich schon weiter oben ausführte, hat man hierunter Perlen zu verstehen, bei denen kein deutlich abgesetzter Kern hervortritt, da hier Centrum und periphere Schichten aus derselben Substanz bestehen. Die meisten Autoren leugnen das Vorkommen derartiger Perlen oder erklären, es handle sich in solchen Fällen um Perlen, bei denen der Kern durch das Mikrotommesser herausgerissen oder auf eine andre Weise bei der Präparation verloren gegangen sei. Derartigen Vermutungen gegenüber muß ich auf Grund meiner Befunde für die Richtigkeit der Beobachtungen oben bezeichneter Autoren eintreten.

Ich leugne nicht, daß Irrtümer sehr leicht unterlaufen können. Es gibt Perlen, in denen der Kern so winzig klein ist, daß er leicht übersehen werden kann. So stellt Fig. 10 den etwa 1 μ dicken Kern einer Perle dar, welche selbst einen Durchmesser von 700 μ besitzt. Auch muß man sich hüten, einen Tangentialschnitt für einen Schnitt durch den Mittelpunkt der Perle zu halten und das Centrum dieses Schnittes als das Centrum der Perle aufzufassen.

Es zeigt nämlich ein jeder Schnitt einer Serie dasselbe Bild: man sieht eine Anzahl konzentrischer Lamellen um einen Mittelpunkt gelagert. Bei Tangentialschnitten ist der letztere nun nichts als der Anschnitt einer weiter im Innern gelegenen Schicht, und bereits auf dem nächsten Schnitt erscheint dieselbe als Kreis, in dessen Lumen der Anschnitt der folgenden Schicht auftaucht.

So gehört in manchen Fällen einige Übung dazu, durch Vergleichen der aufeinanderfolgenden Schnitte einer Serie das Centrum der Perle zu finden. Es kann vorkommen, daß man auf den ersten Blick vermutet, eine mit einem großen Periostracum-»Kern« ausgestattete Perle vor sich zu haben, während es sich dabei in Wirklichkeit nur um den Anschnitt einer vielleicht recht dünnen Periostracumlamelle handelt. Oder man glaubt unter Umständen, besonders bei etwas unregelmäßig gestalteten Perlen, den Mittelpunkt gefunden zu haben, und stellt fest, daß sich kein deutlicher Kern vorfindet, während in Wirklichkeit das Centrum an einer ganz andern Stelle gelegen ist und vielleicht in diesem Falle gerade von einem sehr schönen Kern ausgefüllt wird. Aus diesem Grunde sind für die Untersuchung kleine Perlen solchen von größerem Umfange vorzuziehen, da sie sich über eine geringere Anzahl von Schnitten erstrecken und so leichter zu überblicken sind.

Selbstverständlich wurden bei der Untersuchung alle diejenigen Perlen beiseite gelassen, bei denen die Kerne durch die Entwicklung von Gasblasen während der Entkalkung oder durch das Schneiden gelitten hatten. Auch blieben diejenigen Perlen unberücksichtigt, bei denen sich im Centrum ein leerer Raum befand, denn es läßt sich hier nicht mehr entscheiden, ob Substanz herausgerissen worden ist oder ob noch alle Teile, wenn auch in deformiertem Zustande, vorhanden sind. Es wurden daher nur solche Perlen zur Beobachtung herangezogen, bei denen sich die Schichten lückenlos von der Peripherie bis ins Centrum verfolgen lassen.

Bei der Besprechung meiner Resultate möchte ich ausgehen von einer kleinen Perle von *Margaritana*. Dieselbe ist in Fig. 1 dargestellt. Sie besteht durch und durch aus Perlmutter; es findet sich in ihr keine Spur einer andern Substanz. Daß auch das Centrum von der genannten Schichtart gebildet wird, ist klar ersichtlich, denn kein Hohlraum deutet darauf hin, daß etwa der eigentliche Kern verloren gegangen ist. Bei Fig. 2 habe ich mich darauf beschränkt, die innersten Lamellen einer etwas größeren Perle von *Mytilus* wiederzugeben, denn die äußeren Schichten sind für unsre Zwecke von keinem Interesse. Auch hier ist der centrale Teil von Perlmutter eingenommen. Daß ebenfalls bei *Ostrea* derartige Perlen vorkommen können, soll Fig. 3 veranschaulichen. Wir haben hier den Kern einer Perle vor uns, bei der Periostracum, Prismenschicht und Perlmutter ununterbrochen miteinander abwechseln. Es sind nur die innersten Schichten dargestellt worden; dieselben bestehen aus Perlmutter. Von einem eigentlichen Kern kann auch in diesem Falle nicht die Rede sein, selbst wo sich bei der Entkalkung zufällig der innerste Teil von der Umgebung etwas abgehoben hat. Dergleichen ereignet sich sehr leicht, läßt sich auch nicht vermeiden und stört im übrigen die Klarheit des Bildes in keiner Weise.

Ich komme jetzt zu Perlen, bei denen das Centrum von Hypostracum ausgefüllt wird. Diese Schichtart gewinnt niemals, weder in der Schale noch in Perlen eine größere Mächtigkeit und wird daher in der Schichtenfolge bald von einer andern Substanz abgelöst, in den dargestellten Fällen von Perlmutter. Das Hypostracum ist diejenige Schicht, welche unter der Entkalkung am stärksten leidet, da sie den höchsten Kalkgehalt besitzt. Dementsprechend ist es nicht immer leicht, bei derartigen Perlen in bezug auf den Kern zu einem einwandfreien Ergebnis zu gelangen. In den vorliegenden Fällen ließ sich jedoch mit wünschenswerter Sicherheit hierüber Klarheit gewinnen.

Relativ viel Hypostracum sehen wir bei Fig. 4 im Innern einer Perle von *Margaritana*. Was diese Schichten im Centrum einschließen, ist zweifellos wie das Hypostracum nichts andres als Kalk, dessen organische Grundsubstanz ein wenig zusammengeschrumpft ist. Auch bei den folgenden Fig. 5—7 ist Hypostracum bis in den Mittelpunkt hinein zu finden. In Fig. 5 ist eine kleine Perle von *Ostrea* abgebildet, welche in der Schale eingeschlossen lag und zufällig beim Schneiden derselben entdeckt wurde. Fig. 6 zeigt das Centrum einer *Unio*-Perle. Fig. 7 stellt zwei kleine Hypostracumperlen von *Mytilus* dar, die in einer größeren, im übrigen aus Perlmutter bestehenden Perle sich fanden.

Sehr lehrreich erscheint mir die Fig. 29. Wir sehen hier im Innern einer Perle von *Margaritana* Periostracum, welches an sich, umschlossen von Perlmutter, einen sehr deutlichen »Kern« darstellen würde. Allein es bildet keinen soliden, kugeligen Centralkörper, vielmehr tritt es nur als dünne Lamelle auf, welche nicht einmal allseitig geschlossen ist, und erst den eigentlichen Mittelpunkt der Perle in sich schließt. Dieser aber wird durch perlmutterartige Schichten gebildet.

6. Perlen mit „Periostracumkern“.

Ich sprach im vorigen bereits von Perlen, deren Inneres von Hypostracumschichten eingenommen wird. Derartiges haben schon Möbius und Pagenstecher beobachtet, nur daß sie nicht die richtige Deutung fanden. Denn zu ihrer Zeit war diese vierte Schalensubstanz noch gar nicht entdeckt und so faßten sie das Hypostracum, wo es im Centrum einer Perle auftrat, als kristalline Kalkteilchen auf, die durch ihre Anwesenheit den Anreiz zur Bildung der Perle gegeben hätten. Einen ähnlichen Standpunkt nehmen Herdman und Hornell ein; sie sprechen von »calcospherules«, welche sich als »free concretions«, oder, um mit Southwell zu reden, als »depositions from the blood« gebildet hätten. Diese seien infolge der von ihnen ausgehenden Reizungen von wandernden ectodermalen Zellen aufgesucht worden, so daß ein Perlsack entstanden wäre, der alsbald durch seine secretorische Tätigkeit den betreffenden Körper in Schalensubstanz eingehüllt hätte. Derartige Kerne trafen diese Autoren allerdings nur bei Muskelperlen an, wie sie ausdrücklich betonen. Doch ist dies zweifellos durch einen Zufall zu erklären. Die richtige Deutung dieser kristallinen Kerne geht in der Hauptsache auf Rubbel und Jameson zurück, welche zeigten, daß es sich um Hypostracum handelt. Was die »calcospherules« anlangt, welche frei im Mantel liegend vorkommen sollen, so trifft man vielfach im Gewebe der Muscheln kleine Perlen, die ihren Perlsack verloren haben, und unter diesen finden sich auch solche aus der genannten Schichtart. Diese wurden von den Autoren beobachtet und gaben Anlaß zu dem Irrtum, daß in ihnen Abscheidungen kristalliner Substanzen aus dem Blute vorlägen.

Nun geht Rubbel insofern zu weit, als er in allen Hypostracumperlen einen deutlich abgesetzten Kern beschreibt, wie denn überhaupt nach ihm eine jede Perle einen solchen haben soll. Und zwar soll dieser Kern aus einer besonderen Substanz bestehen, welche zwar gewisse Beziehungen zum Periostracum aufweist, ohne aber doch im eigentlichen Sinne zu dieser Schalensubstanz zu gehören. Wir haben demgegenüber gesehen, daß unter den Perlen sehr viele durchaus »kernlose« vorkommen.

Als was deutet nun Rubbel diese Perlkerne? Er sieht mit v. Hessling in ihnen gelbe Körnchen, wie sie überall im Körper der Muschel vorkommen. Dieselben gelangten nach ihm in das die Schalensubstanz absondernde Epithel hinein und hier wurden sie der Ausgangspunkt zur Bildung einer Perle. Die Ähnlichkeit zwischen gelben Körnchen und Perlkernen ist nicht zu verkennen; gemeinsam ist ihnen die gelbe Farbe und die Unfärbbarkeit mit den gewöhnlichen Farbstoffen wie Eosin, Delafields Hämatoxylin u. a.

Wenn man die Rubbelschen Abbildungen betrachtet, so fällt es auf, wie stark die Perlkerne in der Größe variieren. Dies wäre an sich nichts Merkwürdiges, denn auch die gelben Körnchen im Mantelgewebe sind von sehr verschiedenem Umfang, doch überschreiten sie darin niemals eine gewisse Grenze, und man kann sagen, daß sie nicht größer werden als eine normale ectodermale Zelle oder als eine Wanderzelle, in welch letzteren die beschriebenen Concretionen übrigens stets gelegen sind, was Rubbel in seiner Darstellung außer Acht gelassen hat.

Nicht so verhalten sich in bezug auf ihre Größe die Perlkerne. Diejenigen, die Rubbel in seinen Fig. D^1 und E^1 abbildet, sind von verhältnismäßig beträchtlichem Umfang, und daß es sich hier um gelbe Körnchen handeln soll, ist wegen ihrer Größe unmöglich. Vielmehr liegt die Vermutung nahe, daß wir es mit Kernen aus echter Periostracumsubstanz zu tun haben, mit der die besprochenen Körper ja auch im äußeren Habitus eine gewisse Ähnlichkeit besitzen. Wenn wir dies aber annehmen, sollte dann nicht auch in denjenigen Perlen, wo der Kern die Größe der gelben Körnchen hat, Periostracum vorliegen?

Es war also die Frage zu entscheiden, ob die von Rubbel beschriebenen Perlkerne aus der Substanz der gelben Körnchen oder aus Periostracum besteht und ob diese beiden Stoffe miteinander identisch sind. Stellte es sich heraus, daß es sich bei den betreffenden Perlkernen um Periostracum handelt, so würden sich diese Perlen wie die oben beschriebenen »kernlosen« verhalten, indem sie bis ins Centrum hinein Schalensubstanz aufweisen.

Eine mikrochemische oder wenigstens eine färberische Reaktion für die gelben Concretionen ist bisher noch nicht gefunden. Wie Rubbel, so bezeugt auch Siebert, der sich eingehend mit den Einschlüssen der Wanderzellen beschäftigt hat, die Unfärbbarkeit der gelben Körnchen. Auch mir ist es nicht gelungen, ein specifisches Reagens für sie oder für das Periostracum zu finden, doch konnte ich diese beiden Substanzen färberisch gut voneinander trennen. Damit ist die Frage entschieden, ob sie als identisch zu betrachten sind oder nicht. Denn mögen sie auch nahe Beziehungen zueinander haben, indem die gelben Körnchen vielleicht beim Aufbau des Periostracums Verwendung finden, als die gleichen Stoffe kann man sie nicht bezeichnen.

Wenn man auf einen Schnitt durch den Mantelrand Safranin einwirken läßt, so färbt sich das ganze Gewebe leuchtend rot und mit ihm die gelben Körnchen und das etwa in der Mantelrandfalte enthaltene Periostracum. Dieser Zustand erhält sich auch beim fertigen Präparat, wenn man dasselbe undifferenziert in Kanadabalsam überführt. Differenziert man dagegen mit Salzsäure-Alkohol (= 1 : 1000), so bleiben die Zellkerne leuchtend rot, das Plasma wird dunkelrot; die gelben Körnchen aber geben den Farbstoff völlig ab, so daß ihre natürliche Farbe wieder zutage tritt. Das Aussehen des Periostracums wird durch die Differenzierung nicht verändert. Überhaupt ist es diejenige Substanz, die bei gänzlichem Entfärben des Schnittes durch Salzsäure als letzte das Safranin abgibt.

Behandelt man einen gut differenzierten Schnitt in der vorgeschriebenen Weise mit Wasserblau nach, so ergibt sich die schon anfangs geschilderte Vielfachfärbung der Gewebe. Die gelben Körnchen färben sich dabei schmutzig graublau, während im Periostracum die Rotfärbung erhalten bleibt. Es zeigt sich also ein sehr klarer Unterschied zwischen den beiden Substanzen.

Ich war nun einigermaßen gespannt, welches Resultat die Anwendung der angeführten Methode auf diejenigen Kerne ergeben würde, welche Rubbel als gelbe Körnchen deutete und von welchen ich vermutete, daß sie aus Periostracum beständen. Es stellte sich heraus, daß sich die betreffenden Kerne genau wie Periostracum verhalten: sie nehmen keine Spur des blauen Farbstoffes an, sondern behalten die rote Farbe bei, wie dies auf Fig. 8—13 dargestellt ist. Wir sehen hier die Periostracumkerne aus den blau gefärbten Kalkschichten rot hervorleuchten.

Fig. 8 stellt den innersten Teil einer *Anodonta*-Perle dar, wo der Kern von Perlmutterlagen umgeben ist. Ähnlich verhält es sich in Fig. 9, welche den Kern einer Perle von *Margaritana* wiedergeben soll. Auch hier folgt auf das Periostracum Perlmutter. Fig. 10 zeigt einen außerordentlich kleinen Periostracumkern einer Perle von *Mytilus*, von der schon oben die Rede war.

Fig. 11—13 soll Hypostracumperlen, welche einen stark hervortretenden Periostracumkern besitzen, zur Darstellung bringen. Fig. 11 ist nach einer Perle von *Margaritana*, Fig. 12 nach einer solchen von *Mytilus*, Fig. 13 nach einer *Ostrea*-Perle angefertigt.

In Fig. 19 u. 20, die nach Perlkernen von *Ostrea* und *Margaritana* gezeichnet wurden, folgt auf das Periostracum Prismenschicht.

Bei der *Margaritana*-Perle (Fig. 20) wurde vor der Wasserblaufärbung sehr stark mit Salzsäure differenziert, so daß die natürliche Gelbfärbung des Periostracums sichtbar wurde. Ähnliches ist übrigens auch in Fig. 29 zu sehen. Eine wichtige Tatsache hat sich bei der Färbung der Prismenschicht mit Safranin und Wasserblau ergeben; es bestätigt sich nämlich die Angabe früherer Autoren (BIEDERMANN, RASSBACH), daß die Scheidewände der einzelnen Prismen aus Periostracum bestehen. Wir sehen dieselben in kontinuierlichem Übergang mit dem Periostracumkern in Zusammenhang stehen. Wichtig erscheint mir auch, daß der Kalk, aus dem sich die Prismen aufbauen, bei der Entkalkung nicht einen sich blau färbenden organischen Rest zurückläßt, wie dies bei Perlmutter und Hypostracum der Fall ist, vielmehr scheint er sich ohne Rückstand aufzulösen.

Eines eigentümlichen Kernes einer *Mytilus*-Perle möchte ich hier noch gedenken (Fig. 14). Derselbe besteht in der Hauptsache aus Perlmutter, doch finden sich allenthalben Periostracumbrocken eingestreut. Denn nicht immer wird das Periostracum als glatte Lamelle abgeschieden, manchmal, wohl infolge für uns unkontrollierbarer Störungen, erfolgt die Secretion durchaus unregelmäßig. So können die Perlmutterschichten untermischt sein mit Periostracumkörnchen, insbesondere aber fallen Stellen in die Augen, wo das Periostracum senkrecht zum Verlauf der Perlmutterlamellen keulenförmig in dieselben hinein vorspringt.

Derartige Gebilde sind wohl so zu deuten, daß bei der Secretion ein beschränkter Bezirk des Perlsackes fortfuhr, Periostracum abzuscheiden, wohingegen der größte Teil desselben die Periostracumerzeugung einstellte und währenddessen Perlmutter produzierte. Diese Erscheinung beobachtete ich mehrfach bei *Mytilus*, in einem Falle auch bei *Margaritana*.

Ähnliches hat zweifellos JAMESON im Auge, wenn er von »amorphous repair-substance« spricht. Dieselbe soll eine pathologische Abart des Periostracums sein. Auch von Prismenschicht und Perlmutter kennt er derartige Varietäten, von denen ich allerdings nur die der letztgenannten Schichtart wiedergefunden habe. Dieselben sollen entstehen, "when the normal rhythm of secretion is disturbed"; Ansammlungen dieser Substanzen können nach ihm die Bildung von Perlen hervorrufen, er nennt sie dann, wenn sie als Kern in einer Perle auftreten, »pseudo-nuclei«. Da diese letzteren aber zweifellos konzentrisch geschichtet sind (Fig. 14), so glaube ich, daß man in ihnen nicht die Ursache zur Bildung der betreffenden Perle vor sich hat, sondern daß es sich um Perlschichten handelt, die, wenn auch in anormaler Weise, vom Perlsack aus secerniert worden sind.

Wenn wir zurückblicken auf die Reihe der soeben besprochenen

»kernhaltigen« Perlen, so müssen wir uns fragen, ob es noch weiterhin eine Berechtigung hat, bei ihnen von Kernen zu sprechen, da es sich herausgestellt hat, daß dieselben wie die peripheren Lamellen aus Schalensubstanz bestehen. Denn es wird genug Fälle geben, in denen es sich nicht entscheiden läßt, wo der Kern aufhört und wo die eigentliche Perle anfängt, so in Fig. 14. Oder soll man z. B. die Hypostracumschichten im Innern einer großen Perle als Perlkern rechnen oder denselben erst in dem von ihnen umschlossenen Centrum suchen? Hier haftet dieser Bezeichnung etwas durchaus Willkürliches an. Dieselbe hat nur dann einen Sinn, wenn man, wie RUBBEL, annimmt, daß der im Mittelpunkt der Perle gelegene Kern ein anders gearteter Körper ist als die ihn umgebenden Perlschichten. Daher möchte ich diese Bezeichnung beschränken auf diejenigen Fälle, wo im Centrum der Perle Parasiten oder Gewebsmassen oder überhaupt Fremdkörper anzutreffen sind, da ich auf Grund meiner Resultate für die übrigen Perlen (welche im Vorigen ihre Besprechung fanden) das Vorhandensein besonderer Körper, wie etwa der gelben Körnchen, nicht anerkennen kann. Auf die Perlen mit »echten« Kernen werde ich später zurückkommen.

7. Über den Perlsack.

Ich sprach bereits in dem Überblick über die Literatur davon, daß der Perlsack zweifellos ectodermaler Abkunft ist. Ich führte hierfür als Beweis an, daß derselbe wie das äußere Mantelepithel imstande ist, die vier Schalenschichten in genau derselben Ausbildung zu produzieren. Ferner weisen die Autoren (HERDMAN und HORNELL, RUBBEL) darauf hin, daß das Aussehen der Zellen und der Kerne in beiden Fällen dasselbe ist. Speziell die Kerne zeigen eine große Übereinstimmung, indem sie einen großen, stark hervorstechenden Nucleolus besitzen, wodurch sie sich, wenigstens bei *Margaritana*, und wie ich hinzufügen kann, auch bei *Unio*, von den Zellen der mesodermalen Mantelelemente auf den ersten Blick unterscheiden. Ein weiterer Punkt, wodurch Perlsack und Außenepithel eine große Ähnlichkeit miteinander erhalten, ist, soweit ich gesehen habe, bisher nicht genügend gewürdigt worden. Man findet nämlich auch im Perlsack, in derselben Verteilung wie jeweils an der Oberfläche, schleimproduzierende Becherzellen, welche, wie ihr Aussehen beweist, in lebhafter Tätigkeit begriffen sind (Fig. 15). Es lassen sich alle Stadien beobachten, von der Ansammlung der ersten Secrettröpfchen bis zur Vorwölbung des Zellinhalts und zum endlichen Platzen der Zelle und der Entleerung des Schleims nach außen.

Mag es zunächst verwunderlich erscheinen, daß die Becherzellen in ihrer Secretion fortfahren an einer Stelle, wo dieselbe durchaus zwecklos erscheint, so muß man sich vor Augen halten, daß ja auch die übrigen Zellen — was immer sie ins Innere des Mantels hineingebracht haben mag — ihre Tätigkeit nicht eingestellt haben, sondern daß sie fortgefahren haben, Schalensubstanz zu erzeugen.

Noch ein vierter Punkt scheint mir für die Gleichartigkeit von Oberflächenepithel und Perlsack zu sprechen. Wächst die Perle heran, so tritt, wenn sie nahe der Oberfläche gelegen ist, der Perlsack mit dem Mantelepithel in Verbindung und es erfolgt allmählich eine völlige Verschmelzung zwischen beiden. Dieselbe würde meines Erachtens nicht so ohne Weiteres von statten gehen, wenn es sich nicht um Epithelien gleicher Abkunft handelte.

Große Schwierigkeiten haben der Erklärung diejenigen Perlen entgegengesetzt, bei denen sich kein Perlsack nachweisen läßt. Dieselben liegen frei inmitten des Bindegewebes und manche Autoren, wie v. HESSLING und HEIN, sahen sich genötigt, eine Entstehung derselben aus dem Bindegewebe anzunehmen. RUBBEL wies demgegenüber darauf hin, daß es sich zweifellos um Perlen handelt, bei denen der Perlsack eine Rückbildung erfahren hat. Er glaubte, daß diese durch eine Erschöpfung der Zellen hervorgerufen wird, die auf eine zeitweilig gesteigerte Produktion folgen kann. Nach einer Ruhezeit soll dann eine Regeneration des Perlsackes eintreten, und zwar würde dieselbe nach ihm von einigen wenigen, stark abgeflachten und rückgebildeten Zellen ausgehen, welche der Resorption entgangen sind.

Auch in meinen Präparaten zeigten sich zahlreiche Perlen ohne Perlsack. Auffällig ist es, daß es sich dabei meist um kleine Perlen handelt, während größere in der Regel einen gut ausgebildeten Perlsack besitzen. Hin und wieder liegen derartige große und kleine Perlen nebeneinander und dann wird dieser Unterschied noch auffälliger. Oft ähneln dabei die kleinen Perlen dem »Kern« der großen Perlen, indem sie die gleiche Größe wie dieser besitzen und aus derselben Schichtart bestehen; so kann z. B. ein kleines Hypostracumperlchen den innersten Bezirk einer großen Perle einnehmen, und daneben findet sich eine andre ohne Perlsack frei im Gewebe. Bei Betrachtung derartiger Bilder kommt man ganz unwillkürlich auf den Gedanken, die kleinen Perlen und die »Kerne« der großen möchten zur gleichen Zeit gebildet sein. Es wäre dann bei ersteren der Perlsack schon früh abgestorben, während derselbe bei letzteren erhalten blieb und weiterhin Schalensubstanz produzierte.

Ob tatsächlich bei den Perlen ohne Perlsack eine Regeneration desselben erfolgen kann, möchte ich dahingestellt sein lassen. Denn es erscheint mir zweifelhaft, ob die wenigen abgeflachten Zellen, die der Perle anliegen — oft ist es sogar nur eine einzige — wirklich Reste des Perlsackes sind. Es könnte sich dabei auch um Bindegewebszellen handeln. Eine Entscheidung dieser Frage dürfte schwer herbeizuführen sein, doch ist dieselbe auch von keiner prinzipiellen Wichtigkeit.

Wir sahen, daß die verschiedenen Autoren das Vorhandensein des Perlsackes im Innern des Mantels durch Einwucherung (v. Hessling), Einwanderung (Herdman und Hornell), Einschleppung (Giard, Herdman und Hornell) und Einstülpung (Boutan, Rubbel) erklären wollen. Wenden wir uns zunächst einer Betrachtung der letztgenannten Ansicht zu, daß der Perlsack einem Einstülpungsprozeß seine Entstehung verdankt.

Auffällig erscheint es, daß ein solcher so selten beobachtet worden ist. Denn Rubbel hat unter den 1600 *Margaritana*-Perlen, die er untersuchte, nur fünf gefunden, die sich nach ihm als Stadien der Invagination herausstellten und die er zur Aufstellung einer Entwicklungsreihe verwerten konnte. Was die von Boutan gegebenen Abbildungen betrifft, so sind dieselben als reine Schemata zu betrachten; Boutan glaubt aber, mit diesen Konstruktionen »l'origine réelle des perles fines« gefunden zu haben. Es soll daher zunächst die Arbeit dieses Autors beiseite gelassen werden, bei Gelegenheit der Besprechung von Parasitenperlen wird auf sie zurückzukommen sein.

Als Ursache der Perlbildung nimmt Rubbel bekanntlich die gelben Körnchen an. Wenn ein solches in das Epithel der Manteloberfläche gelangt, so kann nach ihm dieses unter Umständen eine Cyste um das Körnchen ausbilden, die sogleich beginnt, Schalensubstanz zu secernieren. Dieses mehr und mehr heranwachsende Gebilde wird allmählich in die Tiefe des Mantels verlagert und so kommt es, daß der Perlsack sich schließlich von dem Ectoderm abschnürt und mitsamt der Perle isoliert im Bindegewebe liegt. Wächst dann die Perle heran, so muß der Perlsack sich entsprechend ausweiten und wird auf diese Weise mit der Zeit wieder gegen das Oberflächenepithel gedrängt, um schließlich mit demselben zu verschmelzen. Endlich reißt an dieser Verwachsungsstelle unter dem Druck der immer größer werdenden Perle das Epithel auf und bei weiterer Secretion wird die bisher freie Mantelperle zur Schalenperle.

Es leuchtet ein, daß die Verlötung von Oberflächenepithel und Perlsack auf einem gewissen Stadium genau dasselbe Bild gewähren muß wie die anfängliche Ablösung des letzteren von der Oberfläche. Doch ist ein Unterschied insofern zu erwarten, als es sich bei den in der Invagination begriffenen Perlen um kleinere, bei den sich ausstülpenden in der Regel um größere handeln wird. Dies ist aber bei den von RUBBEL abgebildeten Perlen nicht der Fall. Zwar handelt es sich bei den ersten drei Stadien der Einstülpung (Fig. C^1—E^1) um kleine Perlen, die beiden folgenden Stadien (Fig. F^1 und G^1) aber stellen schon recht herangewachsene Perlen dar. Es liegt daher die Vermutung nahe, daß es sich hier nicht um sich einstülpende Perlen handelt, sondern daß dieselben als in Ausstülpung begriffene Perlen aufzufassen sind. Denn es finden sich in andern Abbildungen RUBBELS an die Schale geheftete, also völlig ausgestülpte Perlen, die nicht größer oder sogar kleiner sind als die Perlen, die in Einstülpung begriffen sein sollen. So besitzt die in Fig. X^1 zur Darstellung gebrachte Schalenperle, wenn man die Verschiedenheit des angewandten Maßstabes in Betracht zieht, ungefähr denselben Durchmesser wie die sich einstülpende Perle in Fig. F^1 und eine der in Fig. F^2 wiedergegebenen Perlen verfügt sogar nur über einen halb so großen.

Wenn ich hier die RUBBELsche Einstülpungstheorie angreife, so bin ich mir wohl bewußt, daß ich — wenigstens für die Perlen nichtparasitären Ursprungs — nichts Besseres an ihre Stelle zu setzen habe. Ich glaubte aber, trotzdem auf ihre Schwächen hinweisen zu müssen, zumal sie an Wahrscheinlichkeit schon dadurch verloren hat, daß der Perlkern garnicht von den gelben Körnern gebildet wird und daß infolgedessen von denselben auch nicht der Anstoß zur Bildung der Perlen ausgehen kann.

Auch die Einwanderungshypothese von HERDMAN und HORNELL scheint mir nicht genügend bewiesen. Diese Autoren geben einige Figuren (Part V, Pl. 1, Fig. 18—20), wo wandernde Ectodermzellen einen lebhaften Verkehr zwischen dem Oberflächenepithel und dem Perlsack vermitteln sollen. Es könnten also derartige Zellen Anlaß genommen haben, mitten im Mantel eine Perle zu bilden. Doch haben die skizzenhaft gehaltenen Abbildungen für mich nichts Überzeugendes, da es sich meines Erachtens hierbei ebenso gut um mesodermale Wanderzellen handeln kann, so daß es auch fernerhin zweifelhaft erscheinen muß, ob Ectodermzellen Wanderungen unternehmen können.

Man hat bisher fast stets in einem im Innern der Perle eingeschlossenen Körper die Ursache zur Bildung derselben sehen wollen. Wir müssen uns fragen, ob diese Anschauung auch noch weiterhin ihre Berechtigung hat bei Perlen, bei denen die konzentrisch gelagerten

Schalenschichten sich bis ins Centrum hinein verfolgen lassen, ob also die Perle stets um einen schon vorhandenen Centralkörper gebildet wird. Man könnte sich vorstellen, daß eine im Mantel gelegene Gruppe ectodermaler Zellen plötzlich anfängt, nach einem gemeinsamen Mittelpunkt hin Schalensubstanz zu secernieren, ohne daß sich dort ein die Secretion auslösender Körper befindet.

Wie sollen nun diese ectodermalen Zellen ins Innere des Mantels hineingelangt sein? Man könnte mit JAMESON annehmen, daß sich dort von vornherein ectodermale Zellen vorfinden, die unter gewissen Umständen den Perlsack formieren können. JAMESON vermutet in seiner ersten Arbeit, daß dies geschieht, wenn ein Parasit in den Mantel gelangt. Man könnte aber auch annehmen, daß die Zellen sich spontan ohne sichtbaren äußeren Anlaß zu einem Perlsack zusammenschließen können. Eine andre Art der Ableitung wäre die, daß in gewissen Fällen eine solide Einwucherung von Ectodermzellen ins Mantelgewebe hinein erfolgte.

Ich glaube aber, daß sich diese Frage nach der Entstehung des Perlsacks garnicht entscheiden läßt, bis nicht viel jüngeres Material als bisher untersucht ist. Denn ich möchte annehmen, daß der Anlaß zur Bildung der bisher besprochenen Perlarten hauptsächlich in die frühen Entwicklungsstadien der Muschel fällt. Hierfür sprechen mehrere Gründe.

Entgegen den Angaben RUBBELS, welcher in größeren Exemplaren von *Margaritana* durchschnittlich eine größere Anzahl von Perlen fand als in kleinen Tieren, muß ich betonen, daß nach meinen Erfahrungen große und kleine Muscheln ungefähr gleichviel Perlen enthalten, nur daß sie bei den letzteren meist kleiner sind als bei den ersteren und daher leichter übersehen werden können.

Danach müssen die Anfänge zur Bildung sämtlicher Perlen schon sehr früh erfolgen, denn wenn auch späterhin in herangewachsenen Tieren die Neubildung von Perlen geschehen könnte, müßten sich in diesen im allgemeinen mehr Perlen antreffen lassen als in jungen. Für gewisse Perlen, die nebeneinander im Mantel gelegen sind, habe ich schon oben wahrscheinlich zu machen gesucht, daß sie gleichzeitig gebildet wurden, obgleich die einen unter ihnen groß und die andern klein sind. Ich glaubte, den Grund für diesen Größenunterschied darin gefunden zu haben, daß bei den letzteren der Perlsack schon früh abgestorben sei, während er bei den ersteren in Tätigkeit blieb.

Fernerhin sind trotz der Tausende von untersuchten Perlen Einstülpungen bisher nur von RUBBEL beobachtet worden, und auch diesen Angaben konnte ich nicht volle Beweiskraft zusprechen.

Man muß also wohl annehmen, daß der Anlaß zur Perlbildung in bisher noch nicht untersuchten Stadien der Muschelentwicklung auftritt und daß die Verlagerung von Ectodermzellen ins Mantelparenchym vielleicht während des Embryonal- und Larvenlebens durch Entwicklungsstörungen oder auch durch Eingriffe von außen erfolgt. Auf derartige äußere Ursachen muß ich noch bei Besprechung der Parasitenperlen zurückkommen.

Leider ist über das Jugendleben gerade derjenigen Form, welche unter den Muscheln des süßen Wassers die meisten Perlen beherbergt und bei der eine Untersuchung auf Perlen hin am meisten Erfolg verspricht, *Margaritana margaritifera*, am wenigsten bekannt geworden, da eine künstliche Aufzucht dieser Tiere bisher noch nicht geglückt ist (vgl. hierzu HARMS).

8. Parasiten und Fremdkörper als Perlkerne.

Unter den von mir untersuchten Perlen fielen solche auf, die auch einen Kern besitzen, bei denen derselbe aber nicht wie ein »Periostracumkern« ein kompaktes, womöglich kugelförmiges Gebilde darstellt; statt dessen sehen wir in solchen Fällen unregelmäßige Granulationen, welche in einem langgestreckten, auf dem Schnitt gangförmig erscheinenden Hohlraum im Innern der Perle liegen. War mit FLEMMINGscher Flüssigkeit fixiert worden, so färben sich dieselben rot; doch hat dieses Rot eine andre Tönung als beim Periostracum und kann ins Grünliche spielen. In Fig. 19 sieht man die fraglichen Körper neben Periostracum liegen, und es tritt klar hervor, daß es sich nicht um dieselbe Substanz handeln kann. Nach ZENKER-Fixierung erscheinen die Granulationen grünlich ohne einen Anflug von rot. Dann wird der Unterschied gegenüber dem Periostracum noch deutlicher (Fig. 21 u. 24). In Form und Farbe gemahnen dieselben an abgestorbene Gewebe, denn auch diese nehmen bei der Behandlung mit Safranin und Wasserblau eine grün-rote Färbung an, wie später noch genauer besprochen werden soll.

Um nun eine Täuschung auszuschließen, nahm ich bei einigen der betreffenden Perlen eine Umfärbung vor, indem ich die ursprüngliche Safranin-Wasserblaufärbung durch eine solche mit DELAFIELD und Eosin ersetzte. Dann erscheinen die Granulationen blauschwarz im Innern der rötlich gefärbten Perlschichten und zeigen darin eine auffallende Ähnlichkeit mit den Zellkernen des umgebenden Gewebes (Fig. 22).

Nach diesen Ergebnissen kann es sich also wohl nur um Gewebsreste handeln, denn daß die im Centrum der Perlen gelegenen Gebilde nicht aus Schalensubstanz bestehen, erhellt aus ihrer andersartigen Färbung und daß wir es mit etwas Besonderem und von den bisher besprochenen Perlkerntypen Abweichendem zu tun haben, ist aus der langgestreckten Form und dem Aussehen dieser Kerne ohne weiteres ersichtlich.

Wie sollen diese Gewebe nun ins Innere der Perle gelangt sein, oder richtiger gesagt: wie kam es, daß sich um dieselben eine Perle bildete? Hierüber hoffe ich bei Besprechung der Perlen parasitären Ursprungs befriedigend Auskunft geben zu können.

Bemerkenswert erscheint es mir, daß die Mehrzahl der untersuchten Perlen von *Unio* derartige Kerne aufweisen, während nur bei wenigen das Centrum von Schalensubstanz ausgefüllt wird. Nun ist gerade *Unio* diejenige Muschel, bei der ich Perlen parasitären Ursprungs nachweisen konnte, und es ist daher nicht unmöglich, daß diese beiden Perlkerntypen, die Granulationen und die als Kerne auftretenden Parasiten, nahe Beziehungen zueinander haben. Nur in einem Falle fand ich auch bei einem Vertreter einer andern Muschelart einen granulären Kern, nämlich bei *Margaritana margaritifera* (Fig. 23).

Ein eigentümliches Aussehen bieten einige *Unio*-Perlen, bei denen, wenn ich mich so ausdrücken darf, das Centrum stark exzentrisch liegt. Diese Erscheinung ist so zu erklären, daß ein beschränkter Bezirk des Perlsackes von Anfang an stark secerniert hat, während gleichzeitig die übrigen Teile desselben sehr viel weniger Substanz produzierten.

Fremdkörper, wie Sandkörnchen und dgl. habe ich nie als Perlkerne angetroffen; doch darf ihr Vorkommen nicht bezweifelt werden, denn erst kürzlich hat Jameson einen solchen Fall beschrieben und abgebildet, und daß derartiges durchaus möglich ist, hoffe ich im folgenden zeigen zu können.

Wie ich bereits andeutete, fand ich bei *Unio*, bei welcher die Perlbildung bisher noch nicht untersucht ist, Parasiten im Innern von Perlen liegen. Es handelt sich um zwei Fälle, in denen ich ein Milbenei im Mittelpunkt einer Perle antraf. Beide Perlen sind mit einem wohl entwickelten Perlsack ausgestattet. Wir sehen eine derselben in Fig. 18 abgebildet. Das Ei liegt im Centrum der blau gefärbten Perlmutterschichten; seine chitinöse Hülle und die Dotterschollen sind rot gefärbt, während das Plasma blau erscheint. Daß es sich um ein Milbenei handelt, lehrt der Vergleich mit Eiern, Embryonen und jungen Milben, welche frei daneben im Mantelgewebe liegen. Fig. 16 zeigt ein solches Ei; dasselbe wurde mit FLEMMINGscher Flüssigkeit fixiert, und daher sind die Dotterschollen zum Teil geschwärzt. Fig. 17 stellt eine junge Milbe dar, welche soeben die Eihülle verlassen hat. Schon beim Schneiden fielen mir die Eier als dunkle Punkte im Gewebe auf, und es erregte meine Aufmerksamkeit, als ich ebensolche Gebilde im Innern zweier Perlen bemerkte.

Daß derartige Kerne auch noch bei andern Perlen vorhanden gewesen und nur bei der Untersuchung übersehen worden wären, ist völlig ausgeschlossen. Denn ein Milbenei besitzt einen Durchmesser von 150 μ und ist somit größer als viele der kleineren Perlen. Für diese letzteren kommen sie also als Kerne überhaupt nicht in Betracht, und auch bei größeren wären sie der Beobachtung unmöglich entgangen.

Ich hoffte nun auch bei *Mytilus* Parasiten im Innern von Perlen anzutreffen; dieses ist mir aber nicht gelungen. HERDMAN und HORNELL, JAMESON und DUBOIS waren darin glücklicher; sie fanden in mehr oder minder zahlreichen Fällen Distomeen als Perlkerne. Nur in einem einzigen Fall sah ich ein *Distomum* und dieses zeigte darin eine Besonderheit, als es zusammen mit einer Perle in einem deutlichen Perlsack gelegen ist, ohne aber von Perlschichten umgeben zu sein (Fig. 27 u. 28).

Ähnliches haben bereits frühere Autoren beobachtet; so bildet JAMESON ein *Distomum* ab, welches in einer perlsackartigen Cyste sich befindet, ohne daß Schalensubstanz um dasselbe abgelagert wäre (1902, Pl. XV, Fig. 5), und HERDMAN und HORNELL beschreiben das Beisammenliegen von Parasit und Perle in einem gemeinsamen epithelialen Sack (Part V, Pl. I, Fig. 6 u. 7).

Wie der Parasit in den Perlsack hineingelangte, ist nicht sicher zu entscheiden; daß er sich in denselben hineingebohrt hat und dort einen willkommenen Ruheplatz fand, ist wenig wahrscheinlich, da er viel zu groß ist, um normalerweise noch neben einer Perle im Perlsack Platz zu finden. Wahrscheinlicher ist es, daß sich nach seinem Eindringen ins Mantelparenchym ein ectodermaler Epithelsack um ihn gebildet hat, der dann mit einem in der Nähe gelegenen Perlsack verschmolz, genau so, wie dies bei zwei benachbarten Perlen vor sich zu gehen pflegt.

Auffällig muß es erscheinen, daß trotz des Vorhandenseins eines Perlsackes keine Schalensubstanz um den Parasiten secerniert worden ist. Vielleicht ist dies so zu erklären, daß das Tier sehr spät im Jahre in die Muschel eindrang; denn nach den übereinstimmenden Befunden von Harzay und Rassbach ist die Secretion von Schalensubstanz bei *Anodonta* und *Unio* während der kalten Jahreszeit, also speziell während der Monate Dezember, Januar und Februar vollständig gehemmt, und dasselbe könnte bei *Mytilus* der Fall sein. Da die betreffende Muschel von mir Ende Dezember präpariert wurde, so wäre demnach noch keine Gelegenheit zur Ablagerung von Perlschichten um den Parasiten gewesen. Es hätte sich nur — auf eine noch näher zu besprechende Weise — eine epitheliale Hülle um ihn bilden können, die sehr bald, vielleicht sofort, mit einem Perlsack in Verbindung trat.

Wie ist es nun zu erklären, daß einige der eingedrungenen Parasiten von ectodermalen Epithelsäcken umgeben werden, daß also die Möglichkeit besteht, daß sich um sie Perlen ausbilden, während dagegen die Mehrzahl von ihnen frei im Bindegewebe liegt. So ist es nach den Angaben der Autoren bei *Meleagrina* und *Mytilus*, und dasselbe Verhalten traf ich bei *Unio*.

Diese Frage ist von den verschiedenen Autoren ganz verschieden beantwortet worden. So sollen nur abgestorbene Parasiten den Reiz zur Perlbildung ausüben, während die überlebenden nichts derartiges verursachen. Boutan nimmt an, daß die von einer Perle umgebenen Parasiten ursprünglich zwischen Schale und Mantel gelegen haben; sie wären dort von Schalenschichten überdeckt worden, so daß also zunächst eine Schalenconcretion entstanden sei. Diese habe sich dann allmählich mehr und mehr von der Schale abgehoben und sei in den Mantel hinein verlagert worden, so daß eine freie Perle entstand. Diese Auffassung knüpft an die Anschauungen von F. Müller und v. Nathusius-Königsborn an, welche sich alle Perlen so entstanden dachten, daß sie sich von der Schale abgelöst hätten. Diese Autoren halten somit die Schalenperle für den Beginn und die Mantelperle für das Ende der Perlbildung. Daß das gerade Gegenteil der Fall ist, daß also alle Schalenperlen anfangs Mantelperlen waren, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden, denn anders wäre die konzentrische Schichtung, die eine jede Schalenperle bis ins Innere aufweist, nicht zu erklären. Wir haben es bei den Schalenschichten mit sehr spröden Substanzen zu tun, die, wenn sie einmal abgelagert sind, sich in ihrer äußeren Form nicht mehr verändern lassen, insbesondere können sie nicht derartige Umbiegungen und Faltungen durchmachen, die nötig wären, um eine der Schale anhaftende Halbperle in eine freie runde Perle zu verwandeln.

Die glücklichste Lösung für die Frage nach dem Ursprung des Perlsackes bei Anwesenheit eines Parasiten scheint mir GIARD gefunden zu haben, dessen Ansicht die Billigung von HERDMAN und HORNELL gefunden hat. Er glaubt, daß bei *Meleagrina* der Perlsack von einer Anzahl von Zellen ausginge, die beim Eindringen des Parasiten — in diesem Falle eines Cestoden — mit ins Mantelparenchym hinein verschleppt worden wären. Daß dies nur selten geschieht, ist selbstverständlich, und daher liegen die meisten Parasiten frei im Gewebe, bei denjenigen aber, bei denen ein Mitreißen von Epithelzellen erfolgt wäre, hätte sich ein Perlsack gebildet.

Eine Einschränkung ist natürlich insofern zu machen, als es sich dabei nur um diejenigen Fälle handeln kann, in denen der Parasit von der die Schalensubstanz absondernden Manteloberfläche her und nicht von der mit Flimmern versehenen Innenseite des Mantels eingedrungen ist. Auch aus diesem Grunde wird die Zahl derjenigen Fälle, in denen ein Perlsack gebildet wird, stets eine begrenzte sein. Trotz des hermetischen Abschlusses, den der Raum zwischen Mantel und Schale durch das von der Mantelfalte produzierte Periostracum erfährt, ist es sehr wohl möglich, daß kleinere Tiere, also z. B. Parasiten in denselben hineingelangen. Dies beweist ein Fall, wo ich bei der Präparation von *Anodonta* eine Milbe auf der äußeren Manteloberfläche herumkriechend fand; ebenso sah ich bei *Margaritana* in zwei Fällen eine *Chironomus*-Larve im Mantelschalenraum. Man hat sich vorzustellen, daß dieselben durch Lücken in der Periostracumlamelle, wie sie gelegentlich einmal durch Zerreißungen entstehen können, dort hinein gelangt sind. Denselben Weg müssen auch die Fremdkörper benutzt haben, die gelegentlich auf der Innenseite der Schale Anlaß zur Bildung von Schalenconcretionen gegeben haben.

Ob die Entstehung eines Perlsacks auf die angegebene Weise überhaupt möglich ist, läßt sich nur auf experimentellem Wege entscheiden, indem man ectodermale Zellen ins Mantelinnere verlagert. Es muß sich dann zeigen, ob die eingeführten Zellen imstande sind, geschlossene Cysten auszubilden, wie dies zur Formierung eines Perlsackes erforderlich ist.

Wenn dies geschieht, so ist also die wichtigste Vorbedingung für die Ensstehung einer Perle nicht das Vorhandensein eines Parasiten oder Fremdkörpers im Innern des Mantels, sondern vielmehr die Einführung von ectodermalen Zellen durch einen Eingriff von außen, sei es durch die Ablage eines Eies (wie bei *Unio*) oder durch Einwanderung eines Parasiten (wie bei *Meleagrina*) oder durch sonstige Einflüsse.

Ob gleichzeitig mit den eingeführten Zellen noch ein Parasit, das Ei eines solchen oder ein Quarzkörnchen oder dgl. ins Mantelparenchym hineingelangt, ist danach an sich gleichgültig; es würde in beiden Fällen in gleicher Weise Perlensubstanz abgelagert werden. Im Falle aber, daß ein derartiger Fremdkörper vorhanden ist, würde die Abscheidung in konzentrischen Schichten um denselben erfolgen, und es hätte derselbe somit den Perlkern abgegeben.

9. Injektionsversuche.

Wie ich soeben ausführte, ist es nach meiner Ansicht für die Bildung einer Perle nicht das Wichtigste, daß ein Fremdkörper, etwa ein Quarzkörnchen oder ein Parasit in den Mantel der Muschel hineingelangt, sondern es ist meines Erachtens die Hauptsache, daß Stücke des Schalensubstanz erzeugenden Epithels in denselben eingeführt werden. Um die Richtigkeit dieser Anschauung nachzuprüfen, nahm ich bei *Margaritana* eine Anzahl von Injektionsversuchen vor, die, wie ich gleich hier vorwegnehmen will, zu schönen Resultaten führten.

Ich ging hierbei in der Weise vor, daß ich die Behandlung der frisch dem Bache entnommenen Tiere an Ort und Stelle vornahm, und sie nach derselben sofort wieder ins Wasser zurückversetzte. Hierzu wurde ein Platz gewählt, an welchem die Muscheln genügend von frischem Wasser umspült wurden, der aber auch wieder soweit geschützt lag, daß die Tiere nicht entweichen konnten. So wurden Schädigungen vermieden, wie sie sich sonst durch längeren Transport durch Aufenthalt in nicht zusagendem Wasser und dgl. sehr leicht ergeben hätten.

Die Injektion selbst erfolgte so, daß ich von der einen Mantelhälfte der Muschel Epithelfetzen mit dem Messer abkratzte und dieselben vermittels einer feinen Injektionsspritze in RINGERscher Flüssigkeit in den Rand der andern Mantelhälfte injizierte. Die Stelle der Injektion wurde dann jedesmal durch eine Kerbe auf der Schale bezeichnet. Dieses geschah am 16. Oktober 1912; nach und nach wurden dann die Tiere zur Untersuchung dem Bache entnommen und zwar am 30. Oktober und 26. November 1912 und am 22. Januar 1913, also nach 2, 6 und 14 Wochen. Es wurde dann die Injektionsstelle aus dem Mantelrand herausgeschnitten, mit FLEMMINGscher Flüssigkeit fixiert und in Schnittserien von 5 μ Dicke zerlegt.

Die Jahreszeit, in welcher die Versuche vorgenommen wurden, muß als eine wenig günstige erscheinen; denn es war sehr wohl möglich, daß die Wachstums- und Secretionsprozesse der Muscheln in der kalten

Zeit soweit eingeschränkt sind, daß sich während derselben keine wesentlichen Veränderungen an den Wundstellen würden nachweisen lassen. Doch ergab es sich, daß die Verletzung bereits nach 14 Tagen vom Oberflächenepithel überwachsen war. Junges Bindegewebe hatte die beim Einstechen im Innern des Mantels entstandenen Lücken ausgefüllt. Sehr schön hebt sich dasselbe im gefärbten Schnitt durch seine grünliche Farbe ven dem alten, dunkelblau erscheinenden Bindegewebe ab.

Am meisten interessierte mich selbstverständlich das Verhalten der injizierten Gewebsstücke. Wie sich zeigte, waren dieselben nach 14 Tagen eingeheilt. Es ist anzunehmen, daß dieser Prozeß durch den schwammigen Aufbau des Muschelmantels außerordentlich begünstigt wird, denn es kann so das transplantierte Gewebe durch ernährende Körperflüssigkeit stets allseitig umflutet werden. Das ectodermale Epithel ist kenntlich an den großen Nucleolen seiner Kerne. Wir sehen, wo es an eine bei der Injektion entstandene Lücke im Mantelparenchym zu liegen kam, da hat es sich von dem mit ihm injizierten Gewebe aus über das die Wand des Hohlraumes bildende Bindegewebe ausgebreitet. So sind zum Teil geschlossene Cysten entstanden, von denen eine in Fig. 27 abgebildet ist. Hier sehen wir das zusammen mit den ectodermalen Zellen injizierte Bindegewebe, das in diesem Falle ein etwas größeres Stück darstellt, im Bilde unten liegen; dasselbe ist, wie sein Aussehen beweist, lebensfrisch geblieben und in seiner neuen Umgebung eingeheilt. Von dem injizierten Epithel aus hat sich eine geschlossene Cyste gebildet, die den von altem und auch von jungem Bindegewebe umschlossenen Hohlraum im Mantelparenchym auskleidet. Diese Cyste unterscheidet sich in nichts von einem echten Perlsack oder von jenen epithelialen Bildungen, die unter Umständen bei *Mytilus* einen Parasiten umschließen können. Schon als ich nach 2 Wochen die erste Präparation vornahm, war diese Cyste fertig ausgebildet, und es ließen sich bereits Spuren der Secretion von Perlmuttersubstanz in ihr nachweisen. Man könnte also schon hier von einer Perle sprechen; und wenn das entstandene Gebilde auch äußerlich keine Ähnlichkeit mit einer solchen besitzt, dem Wesen nach ist es eine.

Erwähnung verdienen noch jene, ihrem Aussehen nach abgestorbenen Gewebsreste, die im Lumen der Cyste liegen. Sie erinnern an die Granulationen im Innern der *Unio*-Perlen. Es ist auffällig, daß der Hohlraum im Mittelpunkt der Perlen, in welchem die letzteren gelegen sind, ebenso langgestreckt erscheint wie die experimentell erzeugten

Cysten. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich bei der Entstehung der betreffenden Perlen auch um einen Eingriff von außen gehandelt hat.

Weiter fortgeschritten ist die Secretion von Perlmutter bei einem Präparat, das 14 Wochen nach erfolgter Injektion fixiert wurde (Fig. 28).

Hier steht der epitheliale Sack zwar durch einen dünnen Kanal mit der Oberfläche in Verbindung, so daß die sich bildende Perle wohl bald an die Schale angelötet worden wäre, doch ist sie bereits sehr deutlich konzentrisch geschichtet. Sie ist nach Art der »Hundszahnperlen« von länglicher Gestalt. In ihrem Innern sehen wir eine größere Menge absterbenden Gewebes. Ebensolches liegt nahe der Manteloberfläche und hier ist der Verwesungsprozeß schon etwas weiter fortgeschritten; bemerkenswert ist es, daß dasselbe sich infolgedessen größtenteils rot gefärbt hat. Trotzdem ist es von dem von der Mantelfalte produzierten Periostracum, welches ebenfalls im Präparat sichtbar ist, durch einen andern Ton zu unterscheiden. Wir sehen in dieser Art der Färbung eine deutliche Beziehung zu den Granulationen im Innern von *Unio*-Perlen, welche sich ebenfalls nach FLEMMING-Fixierung grünlichrot färben.

Ich wies bereits in der Besprechung von Material und Methoden darauf hin, daß die Färbung mit Safranin und Wasserblau nicht immer gleich ausfällt, sondern daß sich gewisse Verschiedenheiten ergeben können. So sind in den Fig. 26—28 die cellulären Elemente grünlich gefärbt, während sie in den Fig. 16—18 blau erscheinen. Insofern ist diese andersgeartete Färbung, die vielleicht als ein Fehler betrachtet werden könnte, von Vorteil, als sich dadurch das junge Bindegewebe vom alten sofort unterscheiden läßt. Hervorzuheben ist es, daß sich in jedem Falle der Perlsack genau so wie das Epithel der Körperoberfläche, also entweder blau oder grün, färbt.

Daß es sich bei den vom Epithelsack secernierten, im Präparat blau gefärbten Stoffen nicht etwa um Schleim handelt, ist ohne weiteres ersichtlich, denn letzterer erscheint bei der Fixierung als gerinnselige und gekörnelte Masse und nicht in Form von Lamellen. Um aber jeden Irrtum auszuschließen, färbte ich einen Schnitt mit Mucicarminsäure. Es erschienen dabei alle Schleimdrüsen und auch die von vornherein als Schleim erkannten Gerinnsel violett gefärbt, alles übrige aber blieb ungefärbt.

Leicht geschieht es, daß mit dem abgeschabten Epithel ein wenig Periostracum der Mantelfalte ins Innere des Mantels hineingerät. Dasselbe kann dann bei der Präparation auf den ersten Blick den Anschein erwecken, als sei es dort gebildet worden. Doch läßt eine nähere Untersuchung sofort seinen wahren Ursprung erkennen, da es sich nicht um einen konzentrisch geschichteten Körper, sondern um eine einfache, unregelmäßig gefaltete und zerrissene Lamelle handelt, die frei im jungen Bindegewebe daliegt.

10. Vorschläge zur künstlichen Erzeugung von Perlen.

Das Ziel der meisten Arbeiten über Perlen und Perlbildung ist es gewesen, auf Grund der gewonnenen Resultate Vorschläge zu machen, auf welchem Wege man künstlich die Perlmuscheln zur Produktion von Perlen anregen könnte.

Ich glaube, daß auch meine Versuche sich in dieser Richtung verwerten lassen. Ich stellte dieselben zunächst in der Absicht an, um mich von der Richtigkeit meiner Anschauungen über die Perlbildung zu überzeugen. Inwieweit die dabei gewonnenen Resultate für die Praxis Bedeutung gewinnen können, wäre erst noch auszuprobieren. Ich hoffe, daß es mir möglich sein wird, meine dahin gerichteten Untersuchungen fortzusetzen.

Die Bemühungen, auf künstlichem Wege die Bildung von Perlen hervorzurufen, sind uralt. Man hat es bisher aber nur zur Erzeugung sogenannter »Halbperlen« gebracht, deren Produktion bei Japanern und Chinesen einen blühenden Industriezweig darstellt. Derartige Perlen werden bekanntlich in der Weise gewonnen, daß man Fremdkörper zwischen Schale und Mantel bringt, die dann von Schalenschichten überzogen werden. Es handelt sich also um Schalenconcremente, nicht um echte Perlen.

Um solche hervorzurufen, schlug Küchenmeister auf Grund der Parasitentheorie vor, die Perlmuscheln künstlich mit Parasiten zu infizieren. Dubois glaubt nun, durch diese Methode zum Ziele gelangt zu sein, doch hält Jameson seine Resultate nicht für einwandfrei. v. Hessling wollte denselben Zweck durch Einführung von Fremdkörpern ins Mantelparenchym erreichen.

Ich habe im vorigen gezeigt, daß nicht die Anwesenheit eines Parasiten oder überhaupt eines Fremdkörpers im Mantel der Muschel das Wichtigste zur Hervorrufung einer Perle ist, sondern die mit demselben in die Tiefe verlagerten ectodermalen Zellen. Dieselben schreiten dort zur Bildung von Cysten, die sofort beginnen, Schalensubstanz in konzentrischen Lagen abzuscheiden. Ob gleichzeitig ein Fremdkörper mit hineingeraten ist oder nicht, ist für die Funktion der Zellen gleichgültig.

Man müßte daher, um auf künstlichem Wege Perlen zu erzeugen, ectodermale Zellen ins Mantelinnere injizieren. Vorteilhaft wäre es vielleicht, Kügelchen von der Größe eines Parasiteneies mit hineinzubringen, damit eine feste runde Form vorhanden ist, an die sich die Ectodermzellen anschmiegen können, damit die sich bildende Cyste rund wird und auch die zukünftige Perle eine derartige Gestalt erhält. Solche Versuche ließen sich an jeder beliebigen Muschelart anstellen, da ja eine jede Muschel Perlen beherbergen kann.

11. Zusammenfassung.

Ich habe die Perlen danach, ob sie einen Kern besitzen oder nicht, in zwei Gruppen eingeteilt. Ich verstehe unter einem Kern einen Körper, der im Mittelpunkt der Perle gelegen ist und nicht aus einer der vier Schalensubstanzen besteht. Es fanden sich zahlreiche Perlen, die keinen solchen aufzuweisen haben, die also bis ins Centrum hinein von Schalensubstanz gebildet werden.

Bei gewissen Perlen läßt sich dies ohne Weiteres feststellen, insbesondere bei solchen, bei denen dieselbe Schichtart kontinuierlich von der Peripherie bis ins Centrum zu verfolgen ist.

Andre Perlen aber täuschen dadurch das Vorhandensein eines Kernes vor, daß ihr Mittelpunkt von Periostracum eingenommen wird. Da dasselbe gelb erscheint, so wurden v. Hessling und Rubbel durch solche Bilder dazu geführt, anzunehmen, daß der Kern bei den meisten bzw. bei allen Perlen von jenen gelben Körnchen gebildet wird, wie sie überall im Mantelgewebe anzutreffen sind. Es konnte jedoch von mir auf Grund färberischer Reaktionen gezeigt werden, daß es sich bei den betreffenden Perlen nicht um die gelben Concremente handelt, daß vielmehr der Mittelpunkt bei ihnen von Periostracum, also auch von einer der vier Schalensubstanzen, gebildet wird.

Obgleich es zweifellos ist, daß der Perlsack sich in allen Fällen vom Ectoderm herleitet, konnte nicht eruiert werden, auf welche Weise er bei den soeben besprochenen Perlen aus demselben entsteht. Die Rubbelsche Einstülpungstheorie mußte abgelehnt werden, da die von diesem Autor gegebenen Abbildungen nicht als beweisend anerkannt werden konnten. Denn nach meiner Ansicht sind die verschiedenen Stadien der Einstülpung nichts als Perlen, deren Perlsack soeben mit dem Oberflächenepithel in Verbindung getreten ist und die daher über kurz oder lang zu Schalenperlen geworden wären. Auffällig ist es, daß trotz der großen Anzahl von Untersuchern und trotz der großen Menge der von ihnen verarbeiteten Perlen die Frage nach der Entstehung des Perlsackes sich noch nicht hat entscheiden lassen. Den Grund hierfür suchte ich darin, daß bisher nur erwachsene Muscheln auf ihre Perlen hin studiert wurden; ich sprach daher die Vermutung aus, daß der Anstoß zur Perlbildung in der Jugend der Tiere erfolgt, daß also die Untersuchung junger Muscheln vielleicht noch am ehesten Licht in diese Frage bringen würde.

Neben den bisher besprochenen Perlen fanden sich solche mit einem »echten« Kern. Derselbe kann von abgestorbenen Gewebsresten, von einem Parasiten oder dem Ei eines solchen, nach den Befunden andrer Autoren auch von Quarzkörnchen und ähnlichen Fremdkörpern gebildet werden.

In diesem Falle ist die Entstehung der Perle zweifellos durch einen Eingriff von außen, durch das Einwandern des Parasiten, durch die Ablage eines Eies oder durch andre mechanische Insulte verursacht worden. Hierdurch sind ectodermale Zellen in die Tiefe verlagert worden; dieselben bildeten dort sogleich eine Cyste, in der dann eine Perle entstand.

Ob gleichzeitig mit diesen Zellen andre Gewebsteile oder Fremdkörper ins Mantelparenchym gelangten, ist dabei für ihre Funktion gleichgültig. Geschah dies aber, so lagerten sich die secernierten Perlschichten konzentrisch um diese fremden Bestandteile ab, so daß diese dann als Perlkern in den Mittelpunkt der Perle zu liegen kamen.

Experimentell gelang es mir, durch ein derartiges Einführen ectodermaler Zellen ins Mantelparenchym die Entstehung perlsackartiger Cysten und in denselben die Abscheidung konzentrisch gelagerter Perlmutterschichten zu verursachen.

Marburg, Anfang März 1913.

Literatur.

K. E. v. Baer, Bemerkungen über die Erzeugung der Perlen. Arch. An. Phys. 1830.

W. Biedermann, Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jen. Zeitschr. Bd. XXXVI. 1912.

T. Boutan, L'origine réelle des perles fines. C. R. Acad. Paris. T. CXXXVII. 1903.

— Les perles fines, leurs origine réelle. Arch. zool. expér. Sér. 4. T. II. 1904.

S. Carl, Die Flußperlmuschel und ihre Perlen. Karlsruhe 1910.

T. Diguet, Sur la formation de la perle fine chez la Meleagrina. C. R. Acad. Paris. T. CXXVIII. 1899.

R. Dubois, Sur le mécanisme de la formation des perles fines. C. R. Acad. Paris. T. CXXXIII. 1901.

— L'origine des perles chez Mytilus gallo-provincalis Lam. Ebenda. T. CXXXVI. 1903.

— Sur l'acclimasation et la culture des Pintadines, ou huîtres perlières vraies, sur les côtes de France et sur la production forcée des perles fines. Ebenda. T. CXXXVII. 1903.

— Sur le mécanisme sécrétoire producteur des perles. Ebenda. T. CXXXVIII. 1904.

— Sur les perles de nacre. Ebenda. T. CXXXVIII. 1904.

— Sur un sporozoaire parasitaire. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LXII. 1907.

— Contributions à l'étude des perles fines de la nacre et des animaux qui les produisent. Ann. Univ. Lyon. T. XXIX. 1909.

— La clasmatose coquillière et perlière. C. R. Acad. Paris. T. CLIV. 1912.

E. Ehrenbaum, Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI. 1885.

F. de Filippi, Sull'origine delle Perle. Übersetzung und Anmerkungen von Küchenmeister. Arch. An. Phys. 1856.

— Encore un mot sur la formation des perles. Ebenda.

R. Garner, On the Formation of British Pearls and their possible Improvement. Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XI. 1871.

A. Giard, L'épithélium sécréteur des perles. C. R. Soc. Biol. Paris. T. LV. 1903.

W. Harms, Biologie und Entwicklung der Flußperlmuschel. Zool. Anz. Bd. XXXI. 1907.

J. Hazay, Die Molluskenfauna von Budapest. 2. Biol. Teil. Malacozool. Blätter. Kassel 1881.

W. Hein, Zur Frage der Perlbildung in unsern Süßwassermuscheln. Allgem. Fischerei-Ztg. 1911.

W. A. Herdman, Report to the Government of Ceylon on the Pearl Cyster Fisheries of the Gulf of Manaar. Pars I—V. Tondon 1903—6.

Th. v. Hessling, Über die Ursachen der Perlbildung bei Unio margaritifer. Arch. An. Phys. 1856.

— Über die Ursachen der Perlbildung bei Unio margaritifer. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. IX. 1858.

— Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Leipzig 1859.

H. L. Jameson, On the origin of pearls. Proc. Zool. Soc. London. 1902.

— The formation of the pearls. Nature. Vol. LXVII. 1903.

— Studies on Pearl-oysters and Pearls. I. Proc. Zool. Soc. London 1912.

E. F. Kelaard, Introductory Report on the Natural History of the Pearl Oystes of Ceylon. Trincomalee 1857.

E. Korschelt, Über Perlen und Perlenbildung bei Margaritana. Verh. D. zool. Ges. Leipzig 1911.

— Perlen. Fortschr. naturw. Forschung. Bd. VII. 1912.

F. Küchenmeister, Über einige der häufigsten Ursachen der Elsterperlen. Arch. An. Phys. 1856.

J. Meisenheimer, Die neueren Untersuchungen über die Entstehung der Perlen. Naturw. Wochenschr. Bd. XX. 1905.

K. Möbius, Die echten Perlen. Programm der Realschule. Hamburg 1857.

F. Müller, Über die Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Zool. Beiträge, Ant. Schneider. 1885.

W. v. Nathusius-Königsborn, Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen. Berlin 1877.

H. A. Pagenstecher, Über Perlenbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IX. 1858.

R. Rassbach, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Teichmuschel (Anodonta cellensis). Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.

— Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration bei Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.

R. Réaumur, Observations sur la coquillage appelé Pinne marine ou nacre de perle. Hist. Ac. Roy. Sc. Paris 1717.

O. Römer, Untersuchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXV. 1903.

A. Rubbel, Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Flußperlmuschel. Zool. Anz. Bd. XXXVII. 1911.

— Über Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera. Ebenda. 1911.

— Über Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera. Zool. Jahrb. (Anat. Abt.). Bd. XXXII. 1911.

— Beobachtungen über die Bildung der Perlen bei Anodonta. Zool. Anz. Bd. XXXIX. 1912.

— Beobachtungen über das Wachstum von Margaritana margaritifera. Ebenda. Bd. XLI. 1913.

L. G. Seurat, L'huitre perlière, nacre et perles. Encycl. Scient. des Aide-mémoire. Paris 1900.

— La nacre et la perle en Océanie. Bull. Mus. Oc. Monaco. Nr. 75. 1906.

W. Siebert, Die Epithelien der Körperoberfläche von Anodonta cellensis Schröt. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI. 1913.

T. Southwell, On the Determination of the Adult of the Pearl-inducing Worm. Ceylon Marine Biological Reports. Part IV, V. (1910, 1911).

W. Stempell, Über die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen. Biol. Centralbl. Bd. XX. 1900.

T. Tullberg, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Bd. XIX. 1882.

M. de Villepoix, Recherches sur la formation et l'acroissement de la coquille des mollusques. Journ. An. Phys. T. XXVIII. 1892.

Erklärung der Abbildungen.

Gezeichnet wurde bei Zeissschen Apochromaten und Compens.-Ocularen mit dem Abbeschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe. Gefärbt sind die Präparate außer in Fig. 22 mit Safranin und Wasserblau.

Tafel [redacted]XXX

Fig. 1—7. „Kernlose“ Perlen.

Fig. 1. *Margaritana.* Kleine Perlmutterperle 1000×.

Fig. 2. *Mytilus.* Aus Perlmutter bestehendes Centrum einer größeren Perle. 1000×.

Fig. 3. Dasselbe bei *Ostrea.* 1000×.

Fig. 4. *Margaritana.* Von Hypostracum eingenommenes Centrum einer größeren Perle. 700×.

Fig. 5. *Ostrea.* Schalenperle aus Hypostracum. 1000×.

Fig. 6. *Unio.* Hypostracumcentrum einer größeren Perle. 700×.

Fig. 7. *Mytilus.* Zwei Hypostracumperlen aus dem Centrum einer größeren Perle. 1000×.

Fig. 8—13. Perlen mit Periostracum-»Kern«.

Fig. 8. *Anodonta.* Periostracumcentrum einer größeren Perlmutterperle. 1000×.

Fig. 9. Dasselbe bei *Margaritana.* 1000×.

Fig. 10. Dasselbe bei *Mytilus.* 1000×.

Fig. 11. *Margaritana.* Hypostracumperle mit Periostracum-»Kern«. 100×.

Fig. 12. Dasselbe bei *Mytilus.* 1000×.

Fig. 13. Dasselbe bei *Ostrea.* 340×.

Fig. 14. *Mytilus.* Anormale Ablagerung von Periostracum. 340×.

Fig. 15. *Unio.* Secernierende Schleimzellen an der Körperoberfläche und im Perlsack. 70×.

Fig. 16. *Unio.* Milbenei im Mantelparenchym. 200×.

Fig. 17. *Unio.* Junge Milbe im Mantel. 200×.

Fig. 18. *Unio.* Milbenei als Perlkern. 200×.

Tafel [redacted]XXXI

Fig. 19. *Ostrea.* Periostracum-»Kern« mit anschließender Prismenschicht. 700×.

Fig. 20. Dasselbe bei *Margaritana.* Bemerkenswert ist die kontinuierliche Verbindung zwischen dem Periostracum und den Scheidewänden der Prismen. 1000×.

Fig. 21—25. Gewebsreste als Perlkern.

Fig. 21. *Unio.* Zenker-Fixierung. 340×.

Fig. 22. *Unio.* Färbung Delafields Hämatoxylin und Eosin. 340×.

Fig. 23. *Margaritana.* Flemming-Fixierung. 340×.

Fig. 24. *Unio.* Das Centrum liegt stark exzentrisch. 340×.

Fig. 25. *Unio.* Die »Granulationen« sind von Perlmutter und Periostracum umgeben. 340×.

Fig. 26*a*. *Mytilus*. Distomum innerhalb eines Perlsackes. 100×.

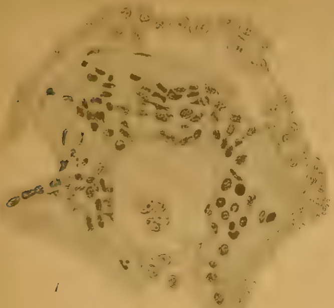
Fig. 26*b*. Dasselbe, einige Serienschnitte weiter. Es zeigt sich, daß der Parasit mit einer Perle zusammen im Perlsack liegt. 100×.

Fig. 27. *Margaritana*. Experimentell erzeugte ectodermale Cyste. Im Innern abgestorbene Gewebsreste und erste Spuren der Secretion. Ectodermale Zellen grün; Kerne derselben mit großem Nucleolus. Junges Bindegewebe grün, altes Bindegewebe blau. Unten im Bilde: mit den Ectodermzellen injiziertes Bindegewebe; oben: Mantelparenchym und junges Bindegewebe, das die entstandenen Lücken ausgefüllt hat. Fixierung 2 Wochen nach der Injektion. 360×.

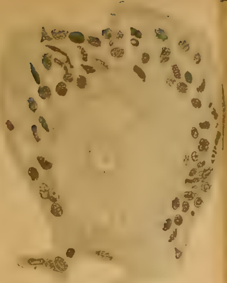
Fig. 28. Die Secretion ist weiter fortgeschritten, so daß um die in der Mitte gelegenen abgestorbenen Gewebe deutlich geschichtete Lamellen entstanden sind. Fixierung 14 Wochen nach der Injektion. 340×.

Fig. 29. *Margaritana*. Perlmuttercentrum einer Perle, von Periostracum umgeben. 340×.

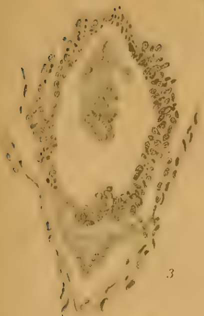
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.



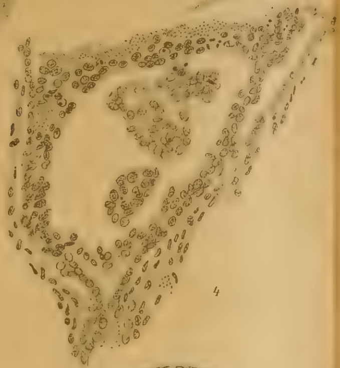
1



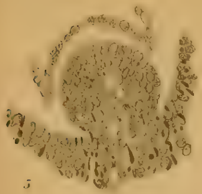
2.



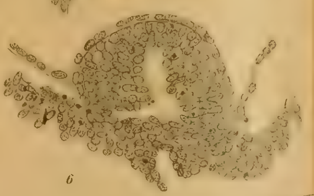
3



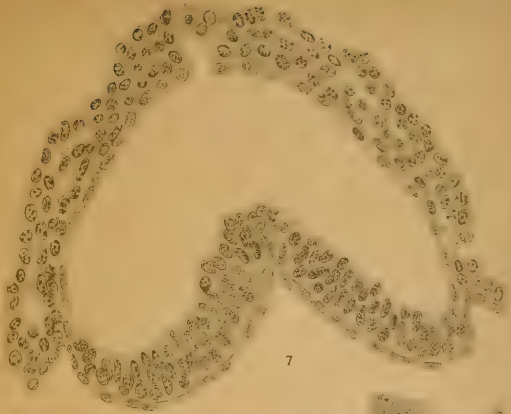
4



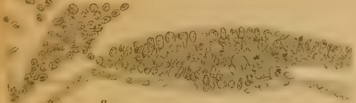
5



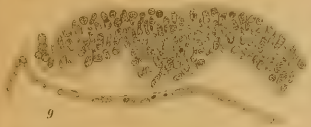
6



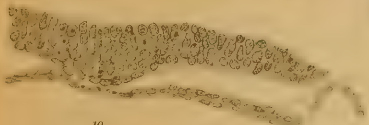
7



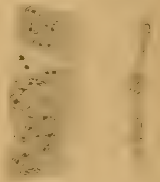
8.



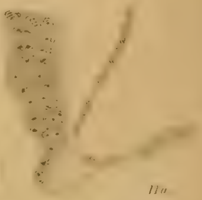
9



10.

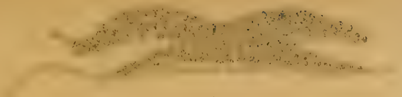


11b

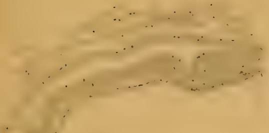


11a

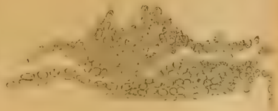
Wilh. Engelmann in Leipzig



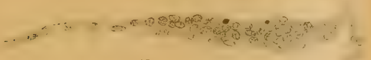
12



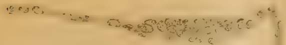
13



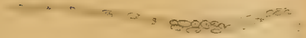
14



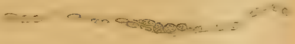
15



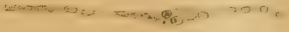
16



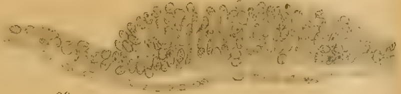
17.



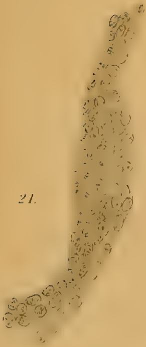
18



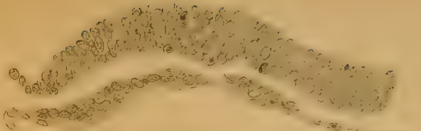
19



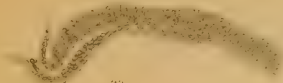
20.



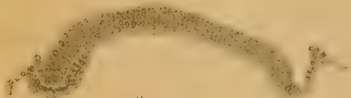
21.



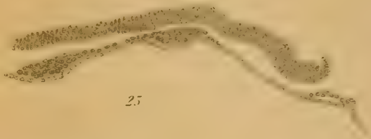
22



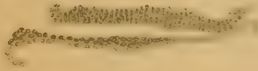
23



24

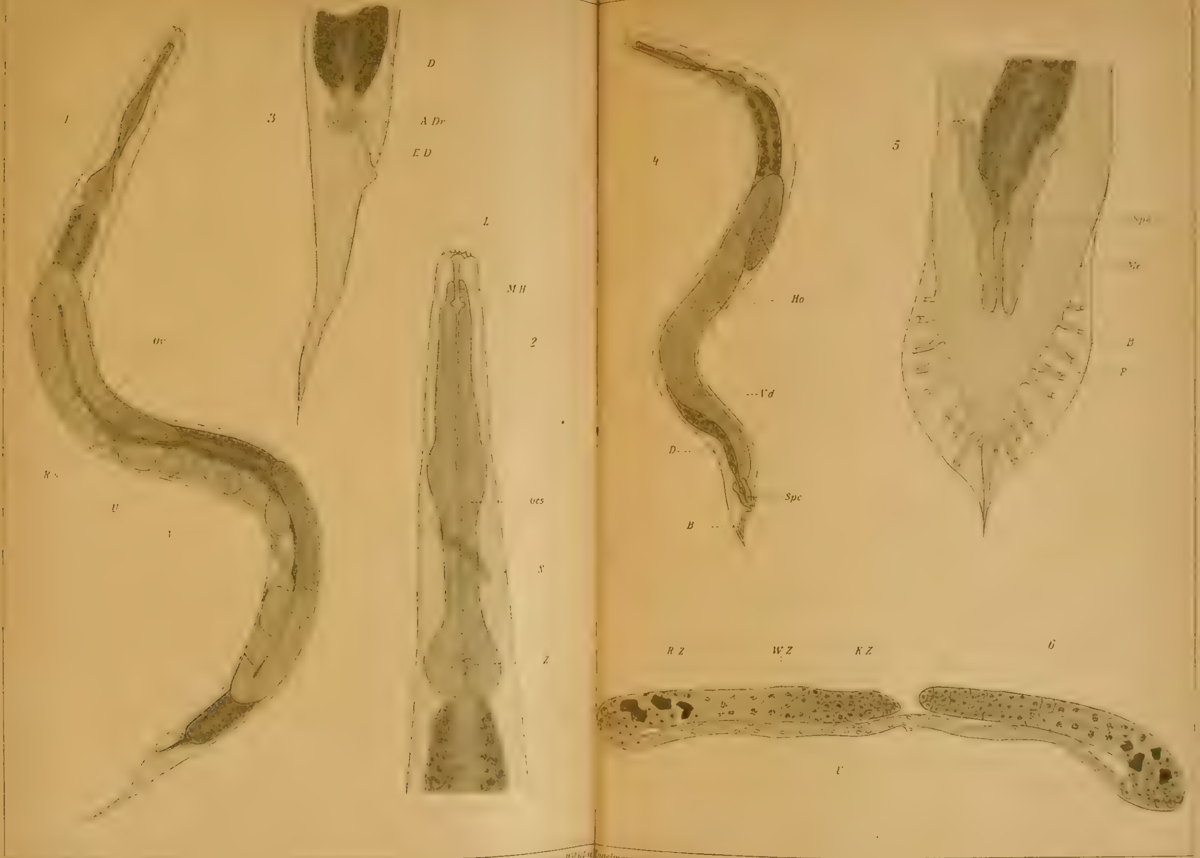


25



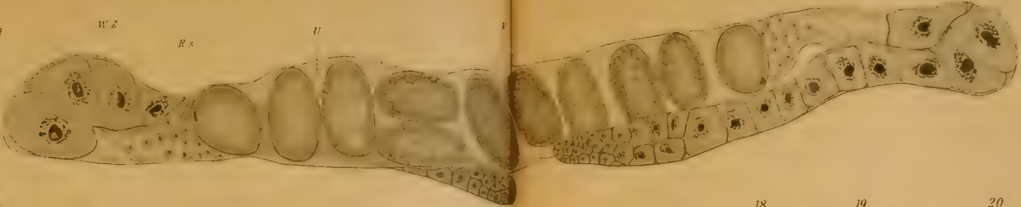
26

Wilhelm Engelmann

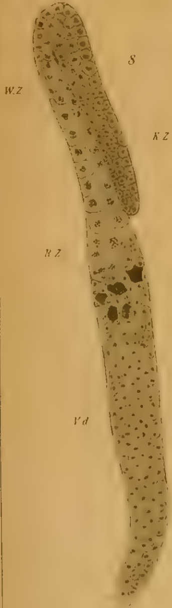

1
Ov
Rs
U
3
D
A Dr
E D
L
M H
2
Oes
N
Z
4
Ho
Vd
D
Spc
B
5
Spc
Mc
B
P
R Z
W Z
K Z
6
U

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

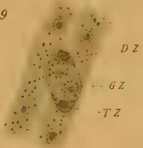
7



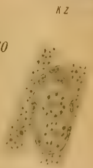
8



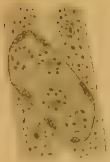
9



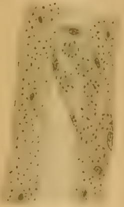
10



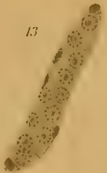
11



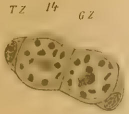
12



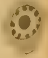
13



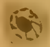
14



15

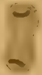


16

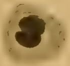


17

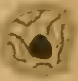
18



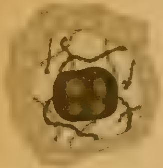
19



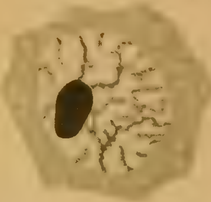
20



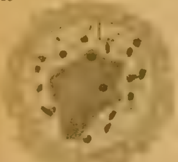
21



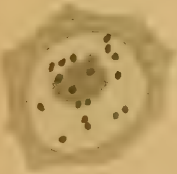
22



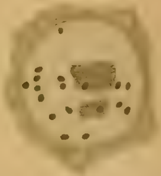
23



24

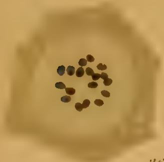


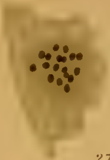
25

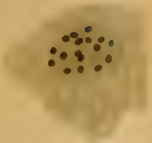


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena


26

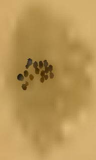

27

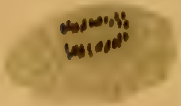

28

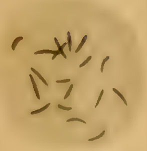
39

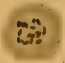
40

41


29


30

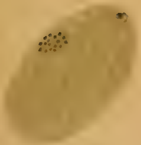

31

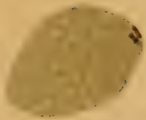

32

42

43

44


33

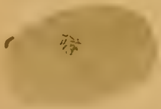

34

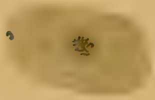
35

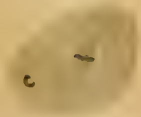
45

46

47


36

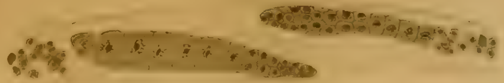

37


38

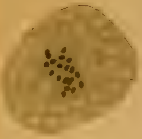
48

49

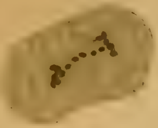
Wilhelm Engelmann



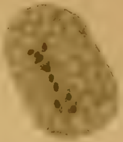
50.



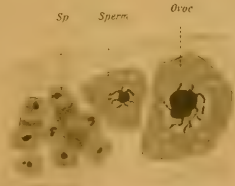
59



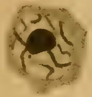
60.



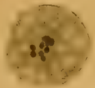
61


Sp
Sperm
Ovoc

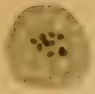
51



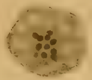
52.



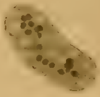
62.



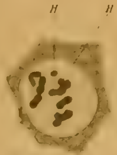
63



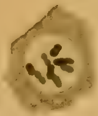
64



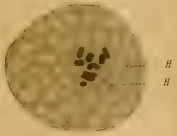
65



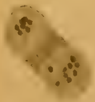
53



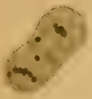
54



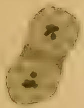
55.



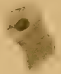
66



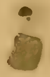
67.



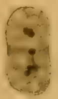
68



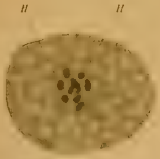
69.



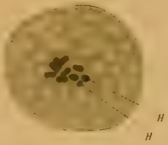
70



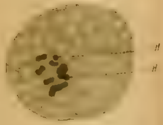
71.



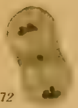
56



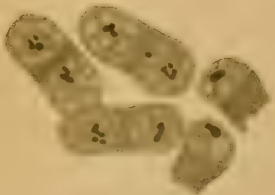
57



58.



72

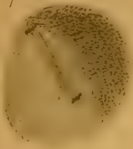


73

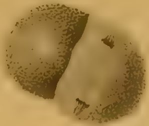
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. Johannes Arndt Jena

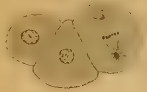
1



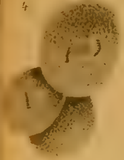
2



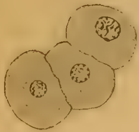
3.



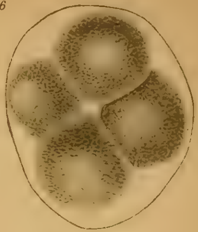
4



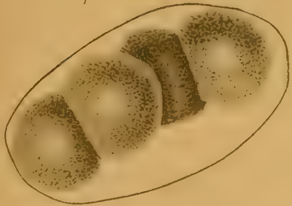
5.



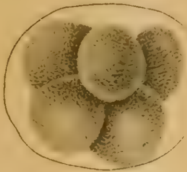
6



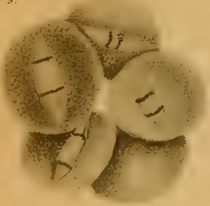
7



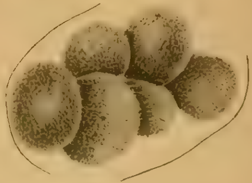
8.



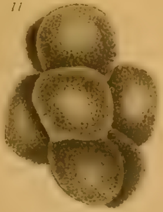
9.



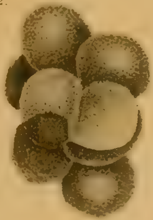
10.



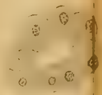
11



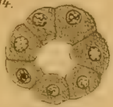
12.



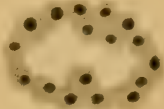
13



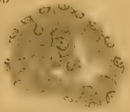
14.



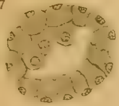
15



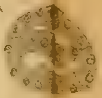
16



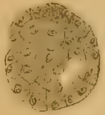
17



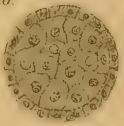
18



19



20.

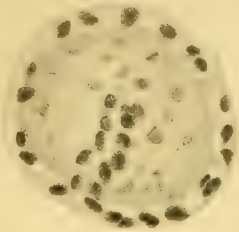


[illegible]

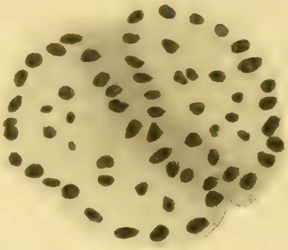
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith Anst v Johannes Arndt Jena.

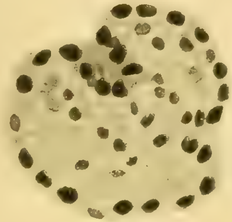
21.



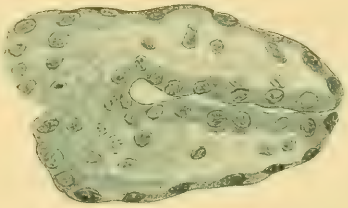
22.



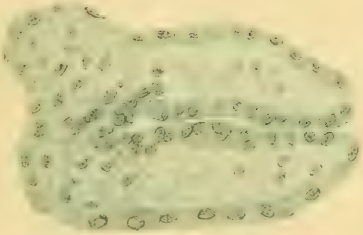
23.



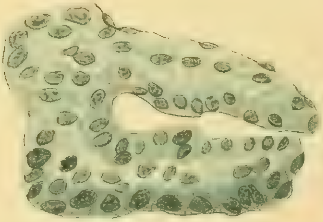
24.



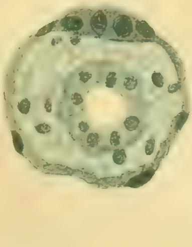
25.



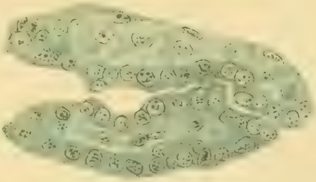
26.



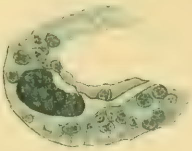
27.



28.



29.



N. Th. Meyer gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

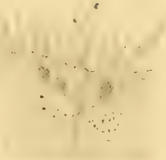


Fig. 5.

Fig. 8.

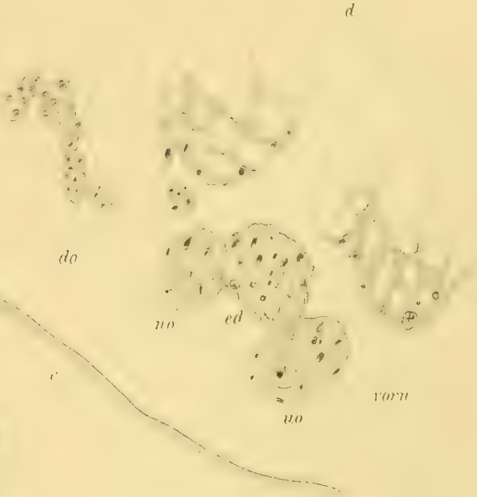

d
hinten
do
no
ed
c
vorn
no

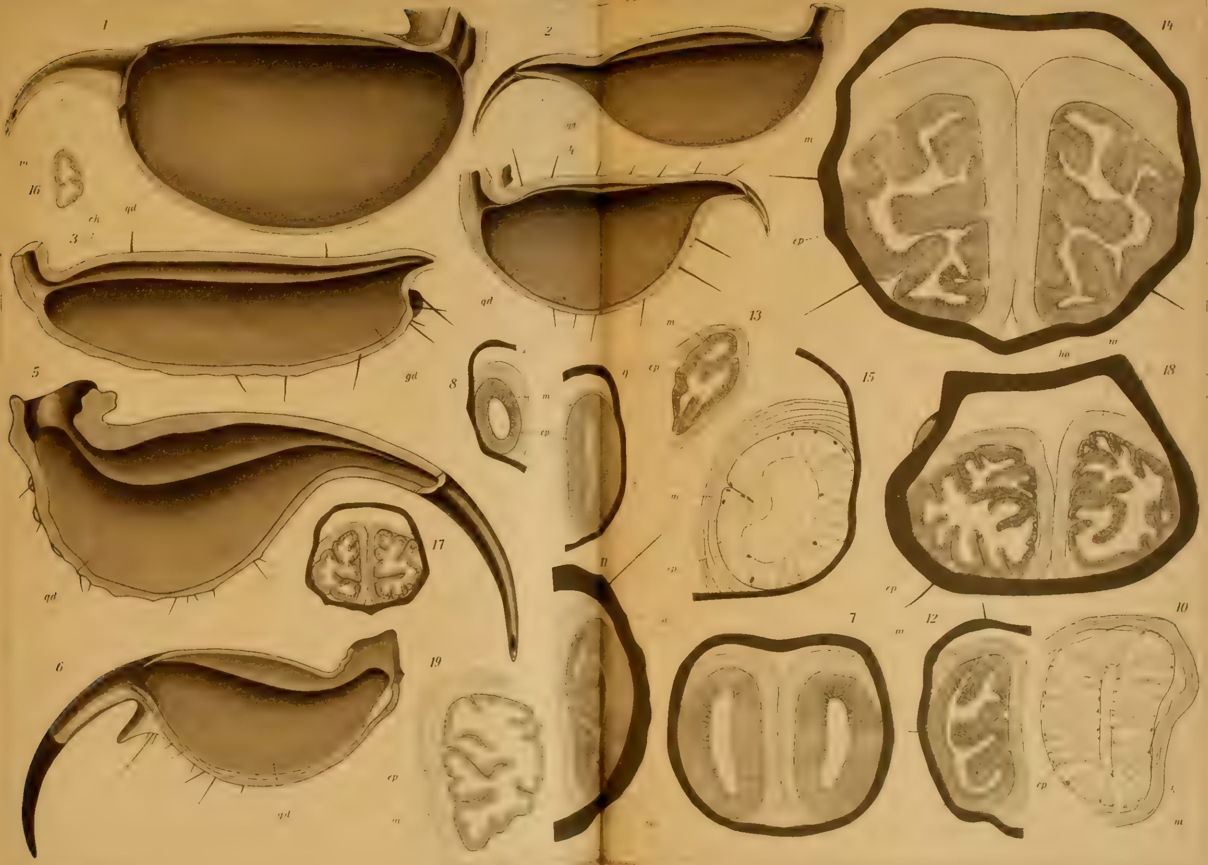
Fig. 7.

Fig. 6.

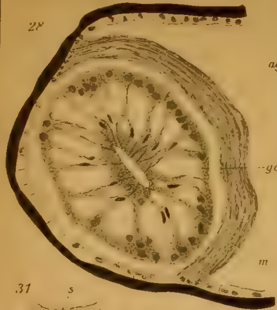
Fig. 9.

Wilhelm Engelmann

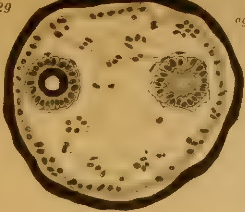
Taf. X.


1
2
14
m
16
ch
gd
3
4
gd
ep
m
13
ep
ho
m
18
5
8
m
ep
9
15
m
ep
11
17
gd
ep
19
6
ep
gd
m
7
m
12
10
ep
m

28

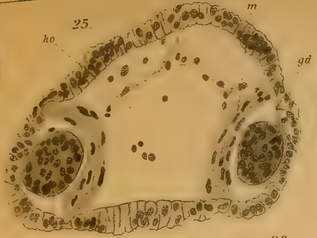


29

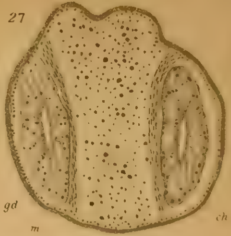


30

25.



27

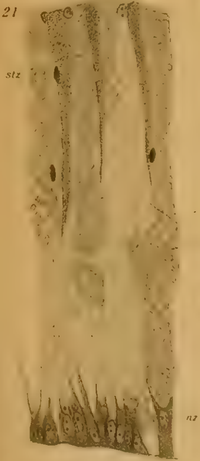


31

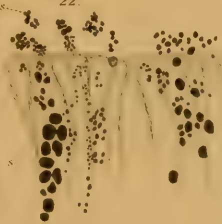
20.

24.

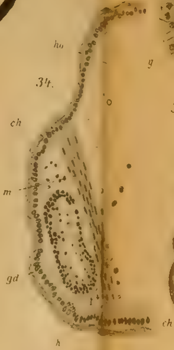
21



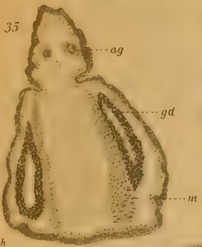
22.



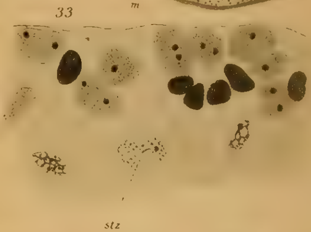
34.


ho
g
ch
m
gd
ch
h

35

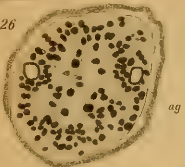


33

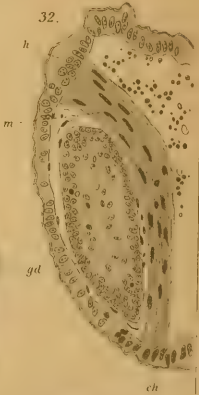


38

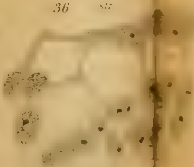
26



32.



36



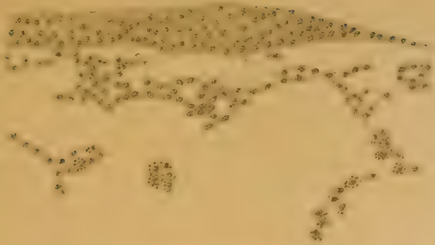
37

23

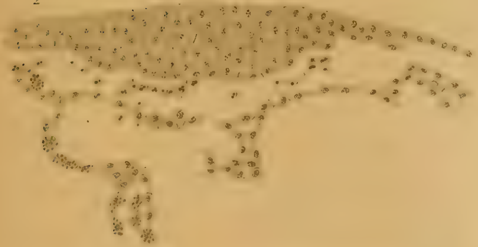
[illegible] Engelmann [illegible]

Lith. [illegible]

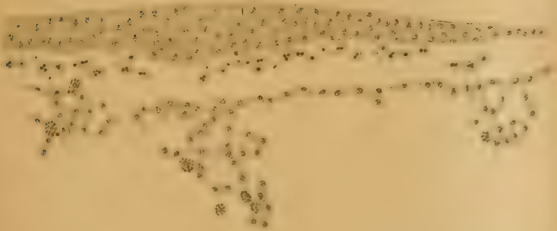
1



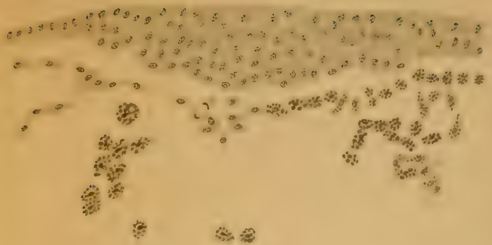
2



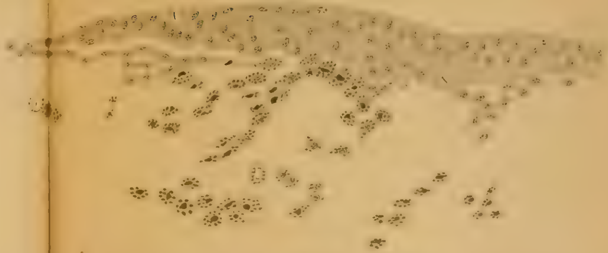
3



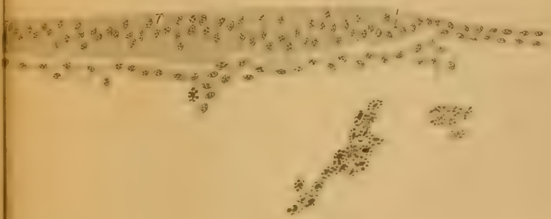
4.

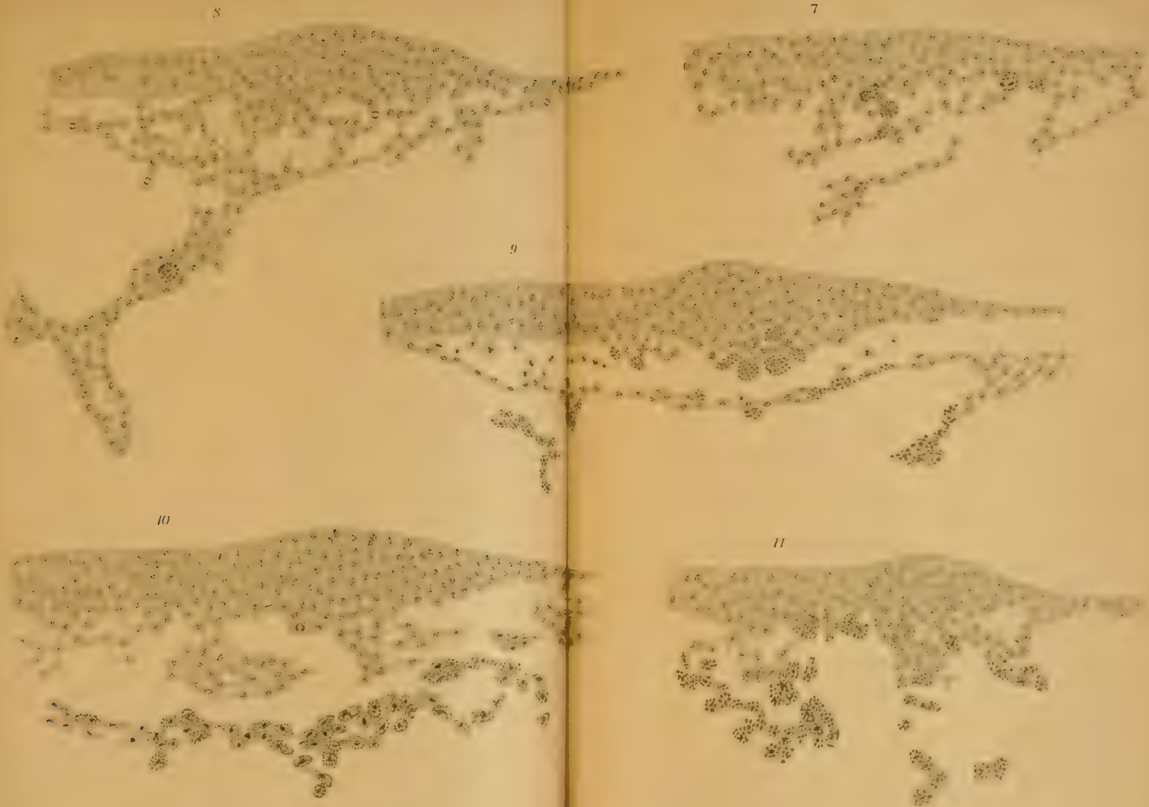


5



6.





Wilh. Engelmann

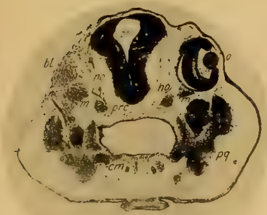

bl
nc
ng
o
m
prc
pq
cm

Fig. 1

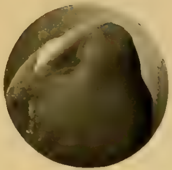


Fig. 2

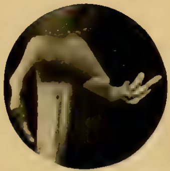


Fig. 3

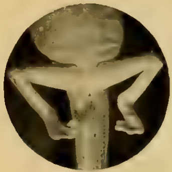


Fig. 4

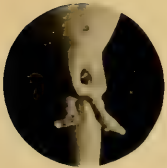


Fig. 5

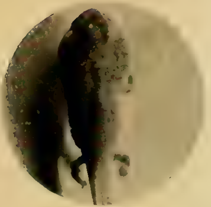


Fig. 6

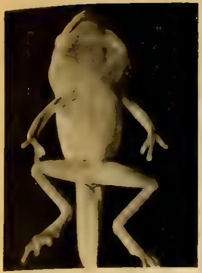


Fig. 7

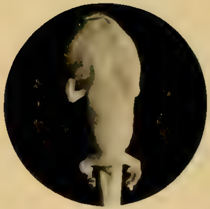


Fig. 8

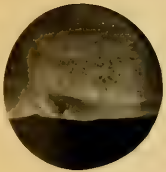


Fig. 9

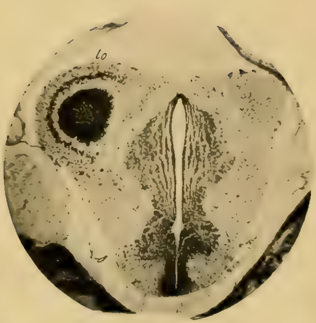


Fig. 10

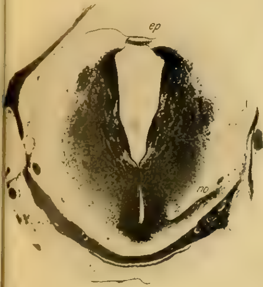


Fig. 11

Durken phot.

Verlag von Wilh[illegible]gelmann in Leipzig.

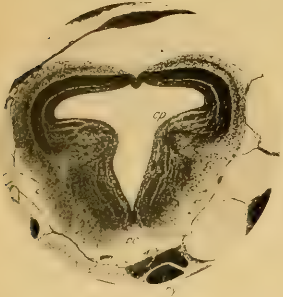


Fig. 12

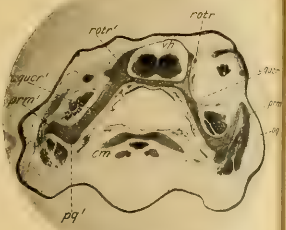

rotr'
rotr
vh
qucr'
prm'
qucr
prm
pq
cm
pq'

Fig. 13

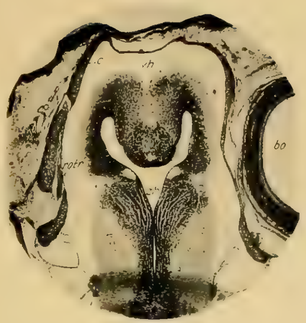


Fig. 16

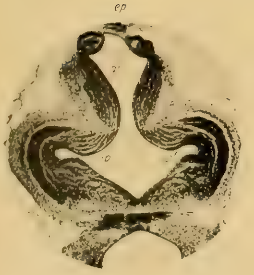


Fig. 14

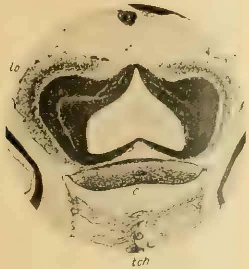


Fig. 15

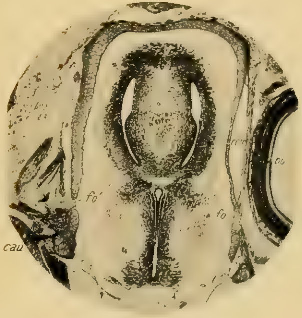


Fig. 17

Durken phot

Verlag von Wi[illegible]mann in Leipzig.

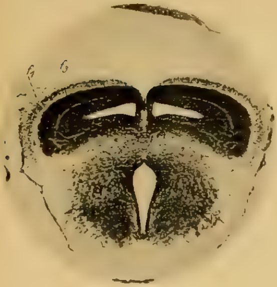


Fig. 18

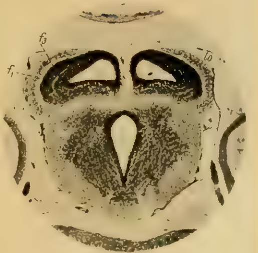


Fig. 19

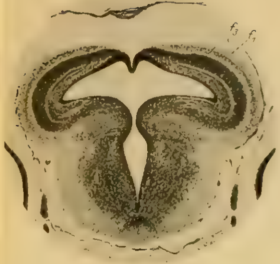


Fig. 23

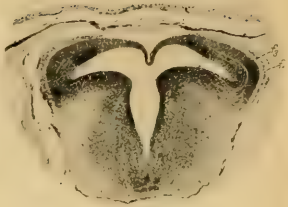


Fig. 24

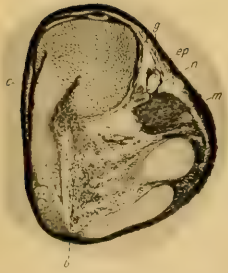


Fig. 20

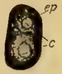


Fig. 22

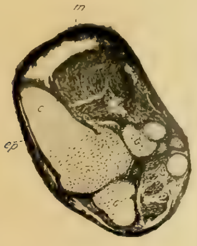


Fig. 21

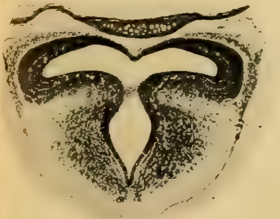


Fig. 25

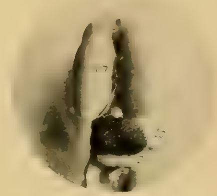


Fig. 26

Durken phot.

Verlag von Wilhe mann in Leipzig.

Fig. 1.

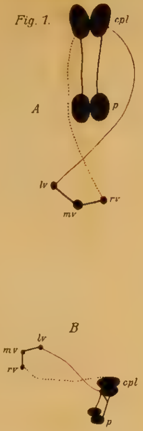

cpl
A
p
lv
rv
mv
B
mv
lv
rv
cpl
p

Fig. 2.

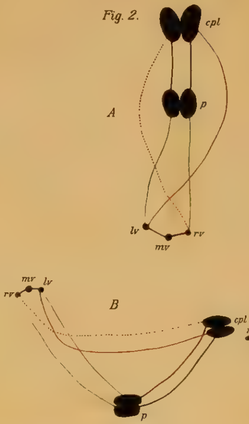

cpl
A
p
lv
rv
mv
mv
lv
rv
B
cpl
p

Fig. 3.

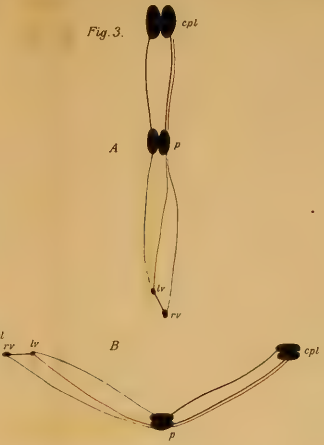
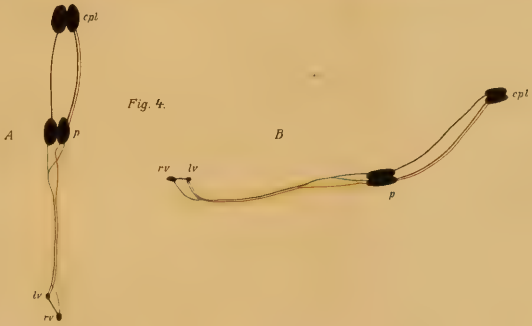
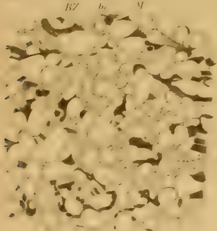

cpl
A
p
lv
rv
rv
lv
B
cpl
p

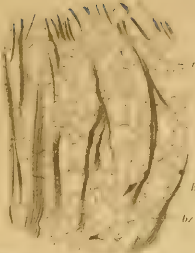
Fig. 4.


cpl
A
p
lv
rv
B
rv
lv
p
cpl

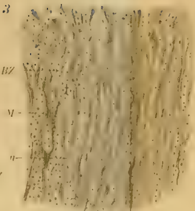
1



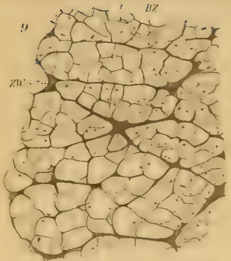
2



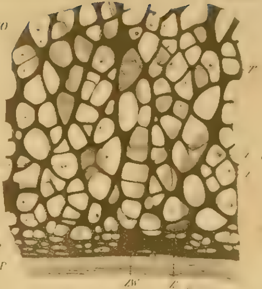
3



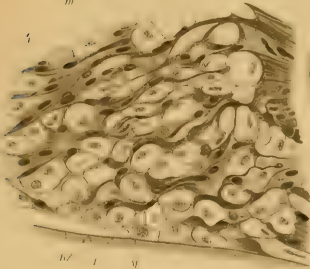
9



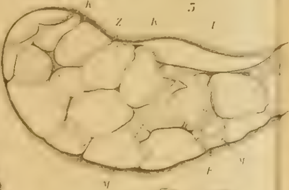
10



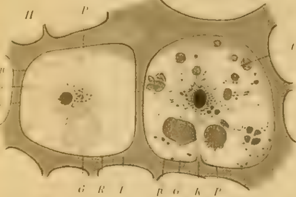
4



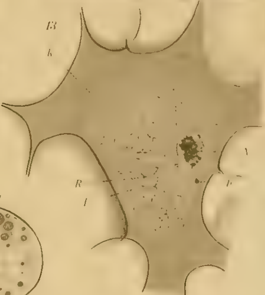
5



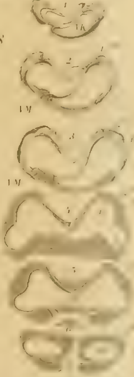
11



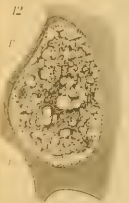
13



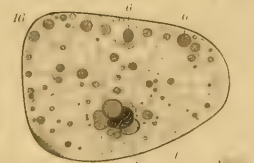
8


1
K
2
VM
3
VM
4
5
6

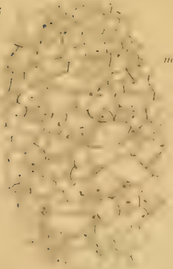
12



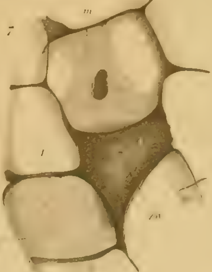
16



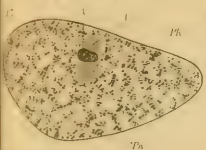
6



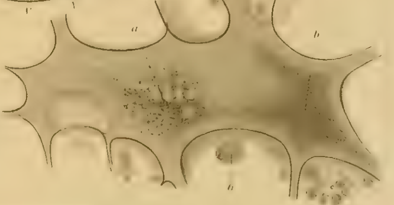
7



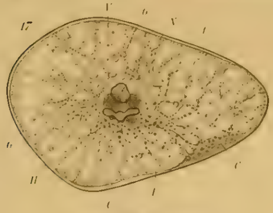
17



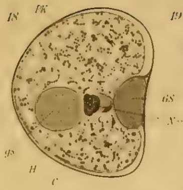
14



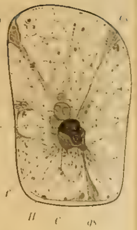
17



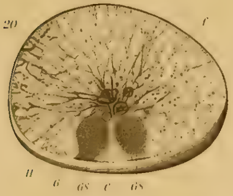
18



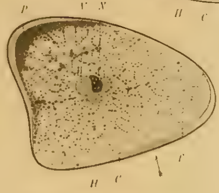
19



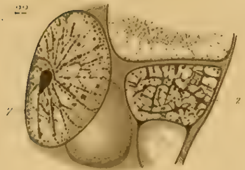
20



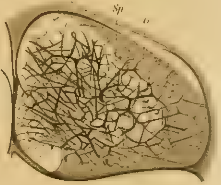
21



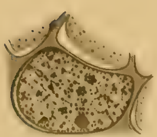
22



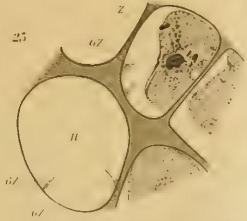
23



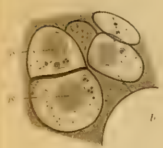
24



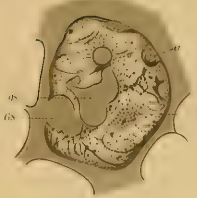
25



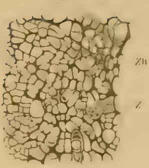
26



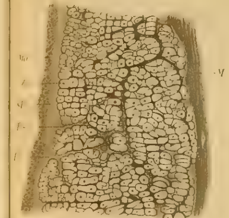
27



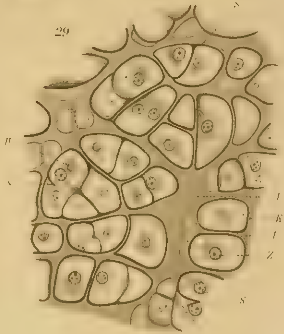
30



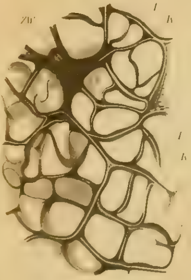
28



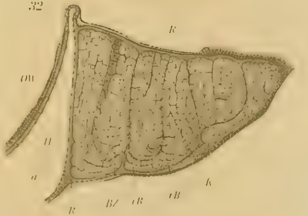
29

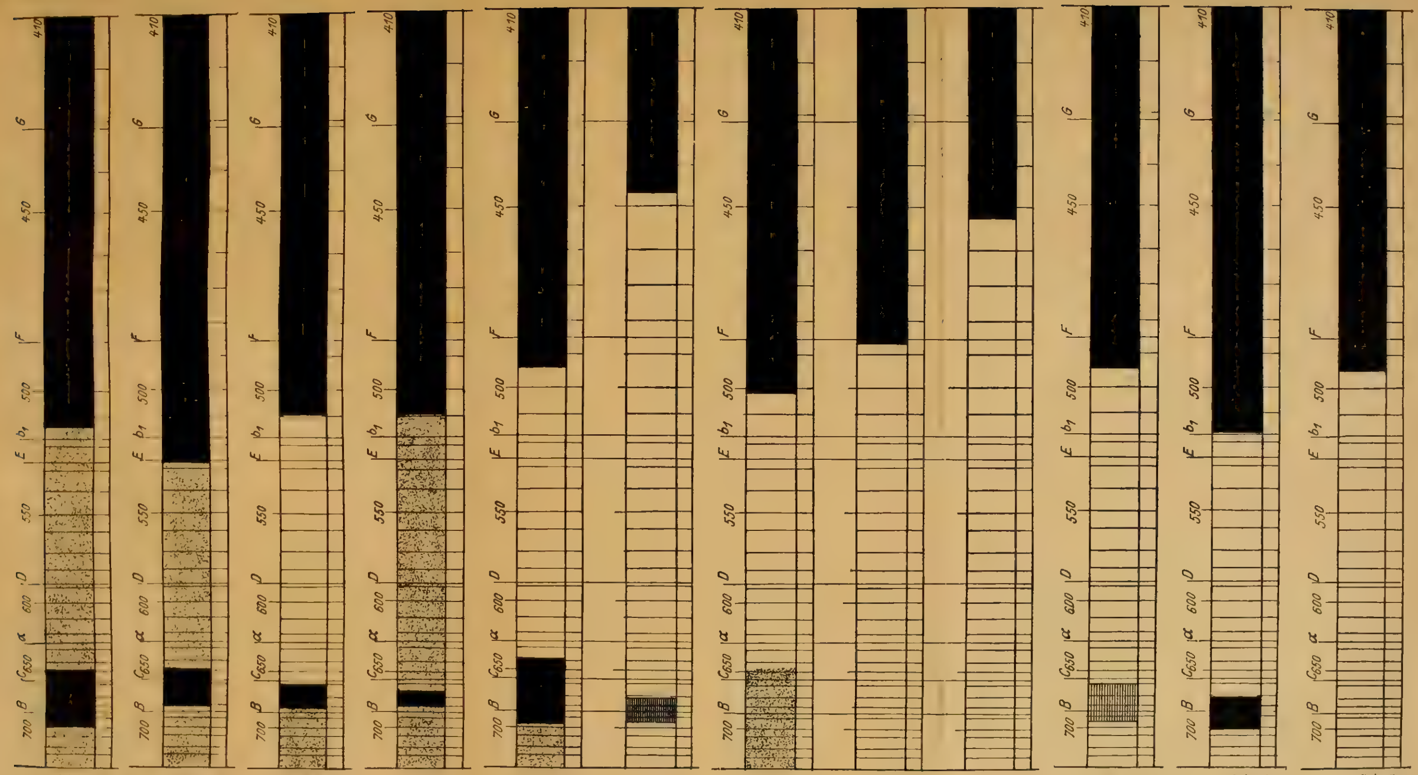


31



32


R
OW
H
a
R
BZ
rB
rB
K



Nr. 1. Smerinthus ocellatus L. Hämolymphe von ♀♀-Puppen 20 mm

Nr. 2. Smerinthus ocellatus L. Hämolymphe von ♂♂-Puppen 20 mm

Nr. 3. Sphinx ligustri L. Hämolymphe von ♀♀-Puppen 20 mm

Nr. 4. Sphinx ligustri L. Hämolymphe von ♂♂-Puppen. 20 mm

Nr. 5a. Deilephila euphorbiae L. Hämolymphe von ♀♀-Puppen. 20 mm

Nr. 5b. 5 mm

Nr. 6a. Deilephila euphorbiae L. Hämolymphe von ♂♂-Puppen 40 mm

Nr. 6b. 20 mm

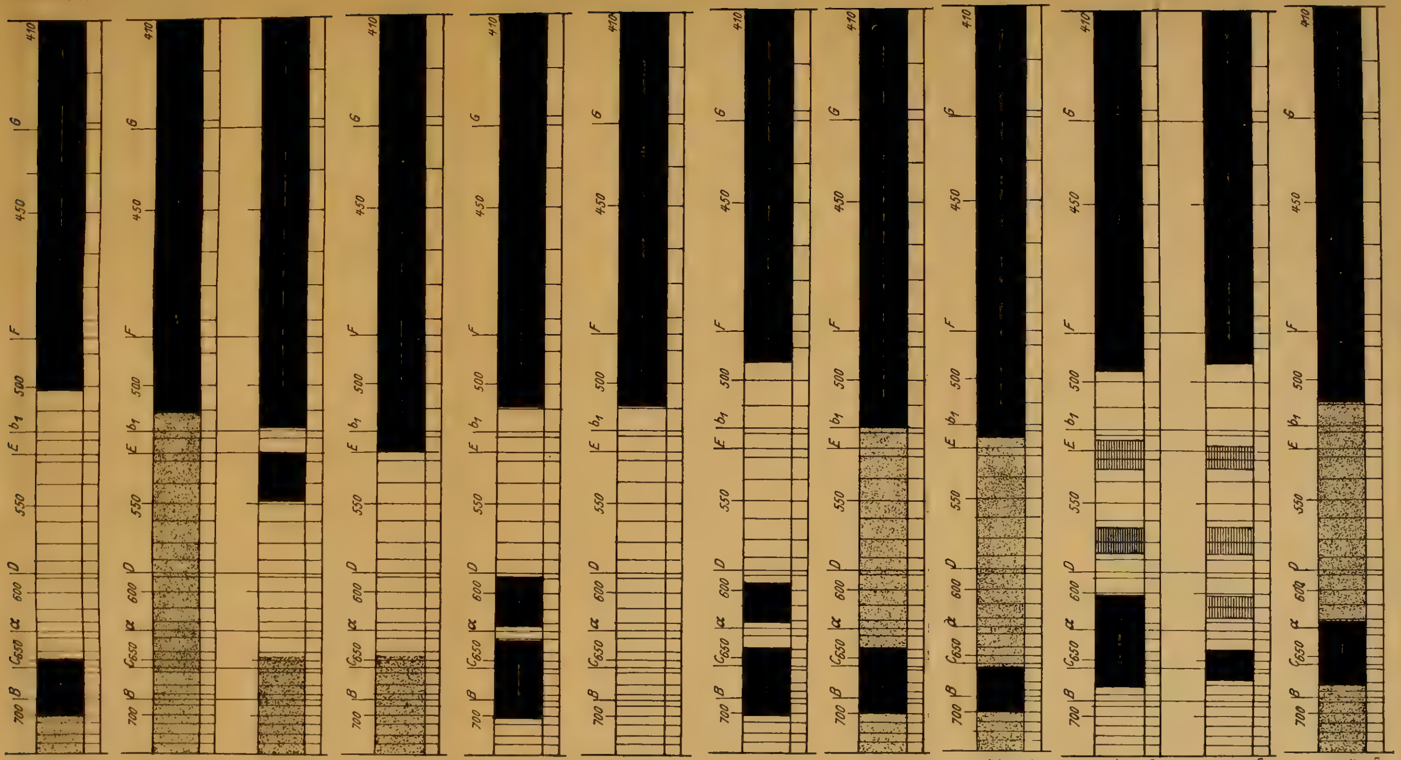
Nr. 6c. 5 mm

Nr. 7. Deilephila euphorbiae L. Ätherausschüttelung der Hämolymphe von ♀♀-Puppen. 20 mm

Nr. 8. Bombyx mori L. Hämolymphe von ♀♀-Raupen. 20 mm

Nr. 9. Bombyx mori L. Hämolymphe von ♂♂-Raupen. 40 mm

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



Nr. 10. Lymantria dispar L. Hämolymphe von ♀♀-Raupen. 10 mm

Nr. 11a. Lymantria dispar L. Hämolymphe von ♀♀-Puppen (zentrifugiert). 10 mm

Nr. 11b. 5 mm

Nr. 12. Lymantria dispar L. Hämolymphe von ♂♂-Puppen. 40 mm

Nr. 13. Lymantria monacha L. Hämolymphe von ♀♀-Raupen. 15 mm

Nr. 14. Lymantria monacha L. Hämolymphe von ♂♂-Raupen. 10 mm

Nr. 15. Lymantria monacha L. Ätherausschüttelung der Hämolymphe von ♀♀-Raupen. 40 mm

Nr. 16. Pieris brassicae L. Hämolymphe von ♀♀-Puppen. 40 mm

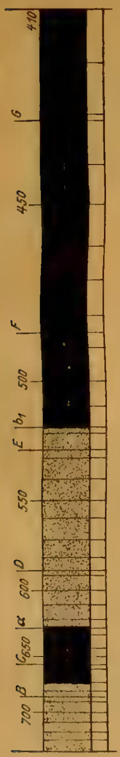
Nr. 17. Pieris brassicae L. Hämolymphe von ♂♂-Puppen 20 mm

Nr. 18a. Ätherische Chlorophyllösung. 20 mm

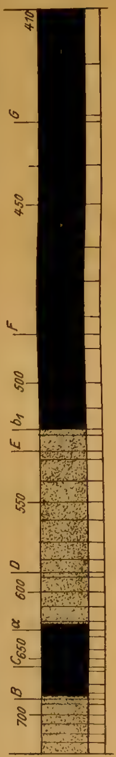
Nr. 18b. 10 mm

Nr. 19. $^1/_{10}$ norm KOH Chloropyllösung 10 mm

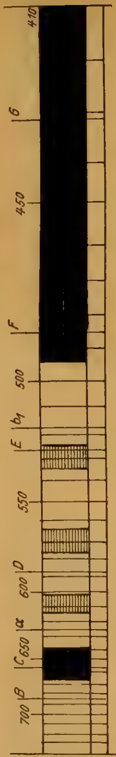
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



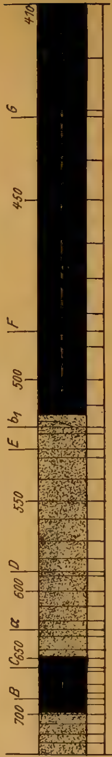
Nr. 20. 1/3 norm KOH-Chlorophyll-lösung. 10 mm



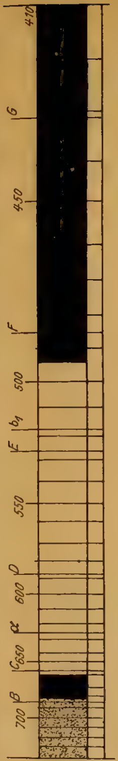
Nr. 21. norm. KOH-Chlorophyll-lösung. 10 mm



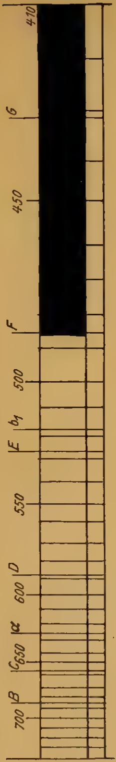
Nr. 22. Ätherische Chlorophyllösung, durch Ausschütteln einer 1/1 norm. KOH-Lösung gewonnen. 10 mm



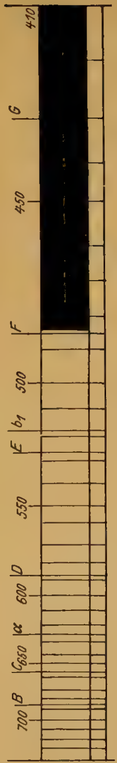
Nr. 23. 1/5 norm. $NaHCO_3$-Chlorophyllösung, schwach alkalisch gemacht durch Na_2CO_3. 20 mm



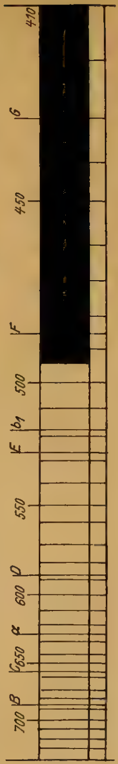
Nr. 24. Phys. Kochsalzchlorophyll-lösung. 10 mm



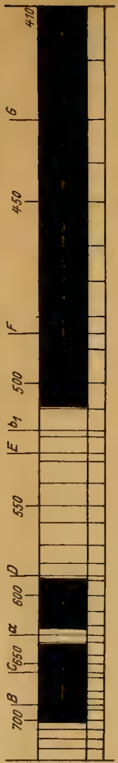
Nr. 25. 70%ige alkoholische Xanthophyllösung. 40 mm



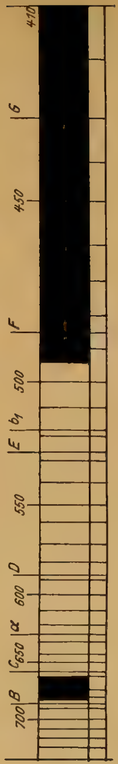
Nr. 26. Ätherische Xanthophyll-lösung. 40 mm



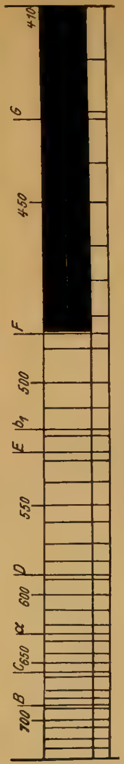
Nr. 27. Ätherische Xanthophyllösung, durch Ausschütteln einer alk. KOH-Lösung gewonnen. 40 mm



Nr. 28. Lymantria monacha L. Hämolymphe von ♀♀-Raupen. (Berkefeldfiltrat.) 20 mm



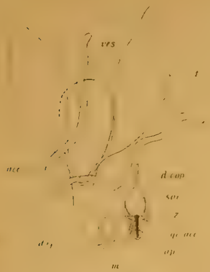
Nr. 29. Phys. Kochsalzchlorophyll-lösung. (Berkefeldfiltrat). 10 mm



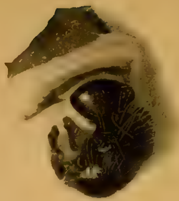
Nr. 30. Phys. Kochsalzxanthophyll-lösung. (Berkefeldfiltrat). 40 mm

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

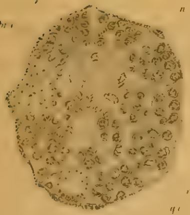
1.


ves
t
acc
d cop
sac
ge acc
d ej
op
m

2

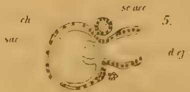


3


br
n
tr
tr
ge
ge
cyc
ex

4

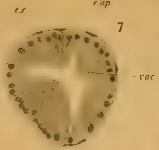
5.


sc acc
ch
sac
d ej

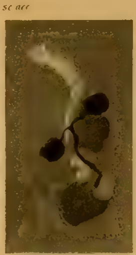
6

ex
ex
in
vd
sp

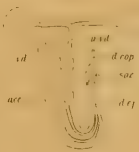
7



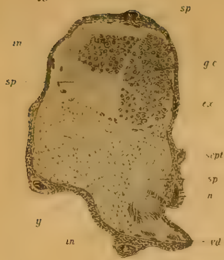
8



9


u vd
vd
d cop
sac
acc
d ej

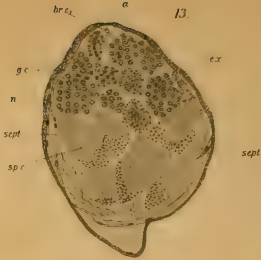
10


sp
in
sp
gc
ex
sept
sp
n
y
in
vd

11

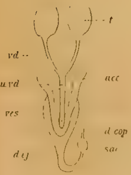
12

13.

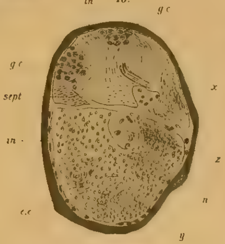

br ex
a
gc
ex
n
sept
sp c
sept

14

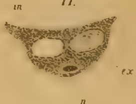
15


t
vd
u vd
acc
ves
d cop
d ej
sac

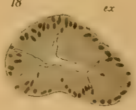
16.


in
gc
gc
sept
x
in
z
ex
n
y

17.

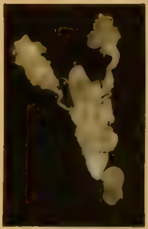


18

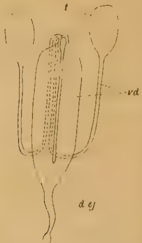


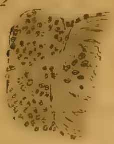
19.

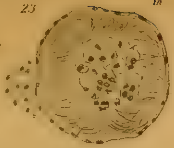
20

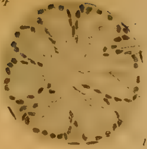


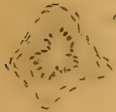
21.

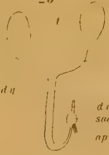


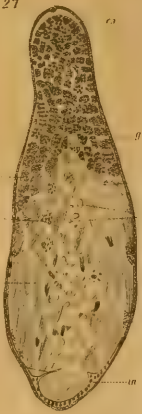
22

sp
gc
fb
tr
y
sept

23


24


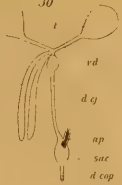
25


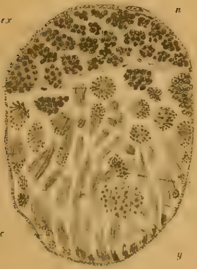
26

t
vd
dg
d cop
sac
ap

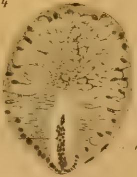
27

n
ex
gc
cyc
cyc
deg c
y
sp
sp c
sept
in

28.

29

30

t
vd
acc
d ej
ap
sac
d cop

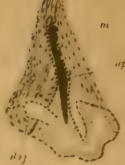
31

ex
n
gc
cyc
sept
sp c
deg c
sp
sp c
y

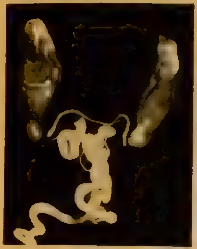
34


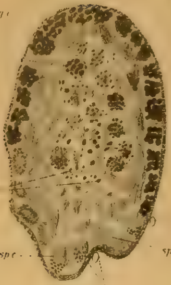
32

33

35

36

m
m
ap
sac
ch
dej
ep

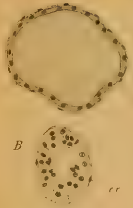
37


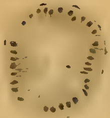
38

ec
gc
deg c
cyc
y
tr
sp c
sp
tr

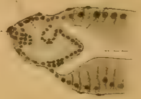
39

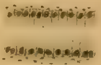
40

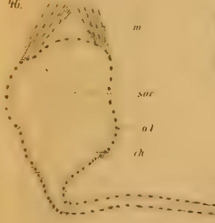
41.

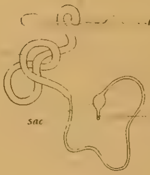
42

A
in
ec
B
ec
in

43


44.

acc
pap
vd
dej

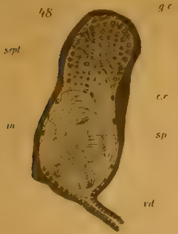
45.


46.

m
sac
o l
ch
d cop

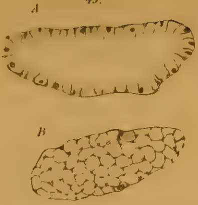
47

vd
t
dej
sac
d cop

[illegible] Wilh[illegible]gelmann [illegible]

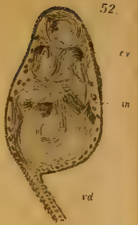
48.


sept
g c
cr
in
sp
vd

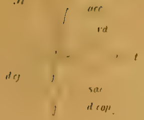
49.



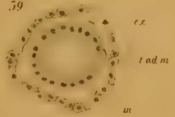
52.



51


acc
vd
t
d ej
sac
d cop

59

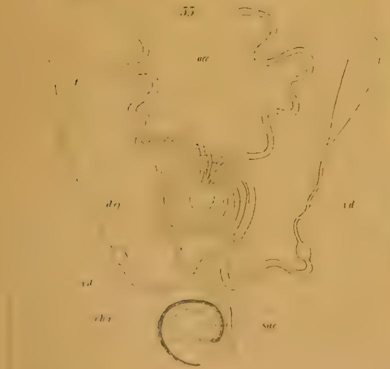


53

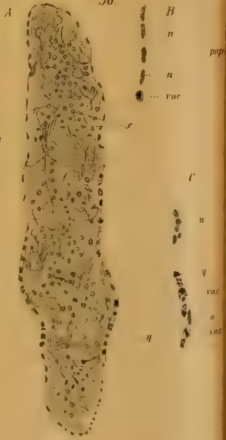
54

50

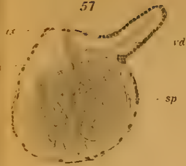
55


acc
t
t
d ej
vd
vd
chr
sac

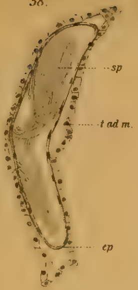
56.


A
B
n
n
vac
s
C
n
g
vac
n
vac
g

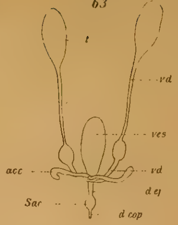
57



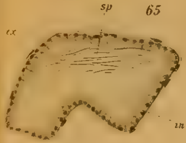
58.



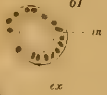
63


t
vd
ves
acc
vd
d ej
Sac
d cop

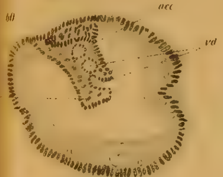
65



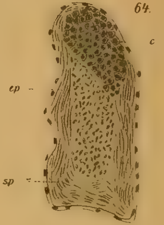
61



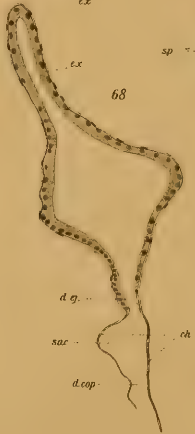
60


acc
vd
pap
vac

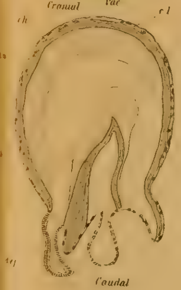
64.



68


ex
d g.
sac
ch
d.cop

62.

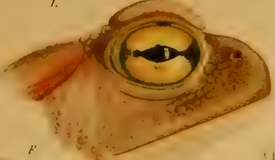

Cranial
c l
ch
d ej
Caudal

66.

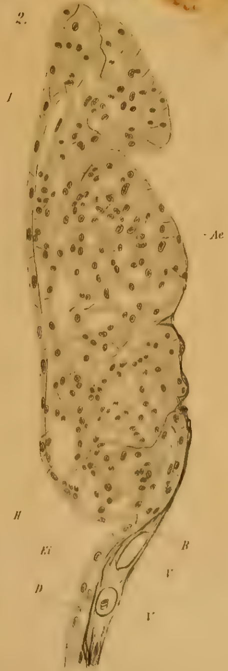
67

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

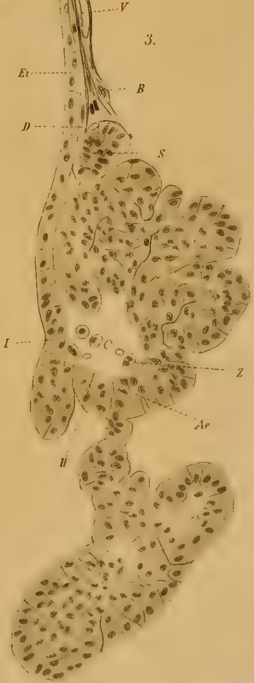
1.



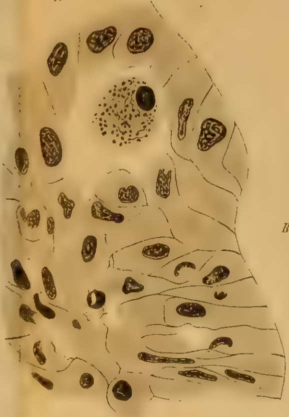
2.


F
I
Ae
H
Ei
D
B
V
V

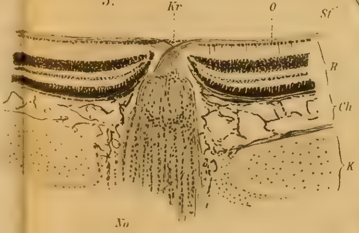
3.


V
Et
B
D
S
I
Z
Ae
II

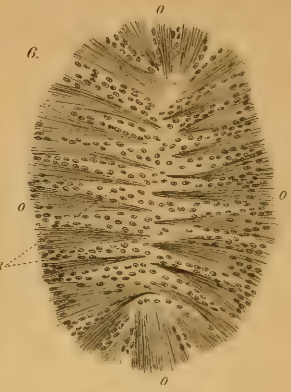
4.



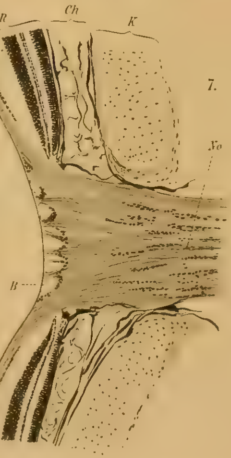
5.


Kr
O
St
R
Ch
K
No

6.



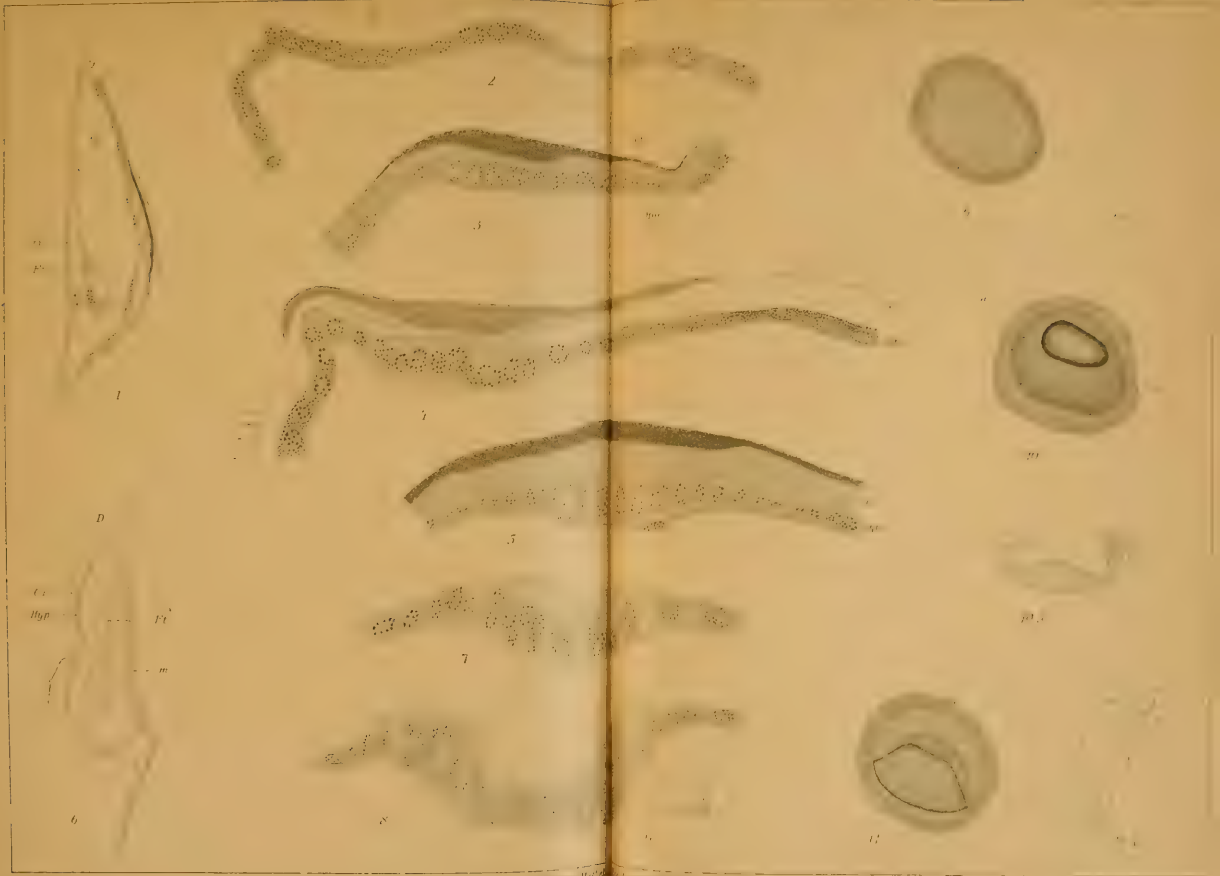
7.



Tretiakoff del.

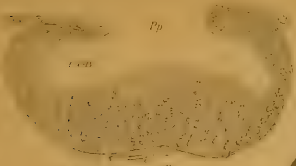
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

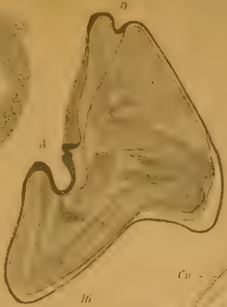

1
Ft
2
3
4
5
D
6
Cr
Hyp
Ft
m
7
8
9
10
11

W. S. M. del.

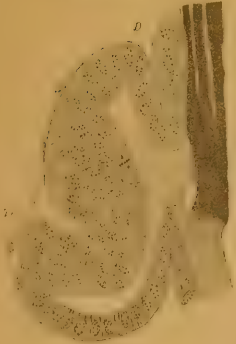
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig



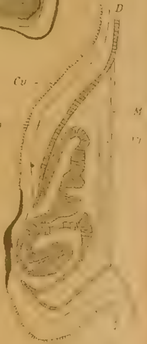
12



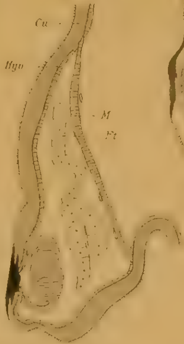
16



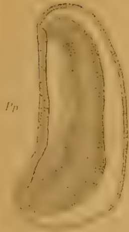
13



16 A



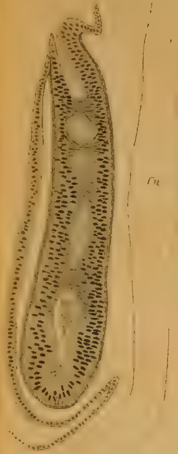
13 A



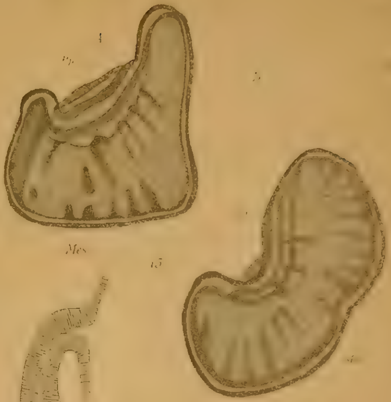
14

14 A

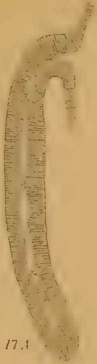
16 B



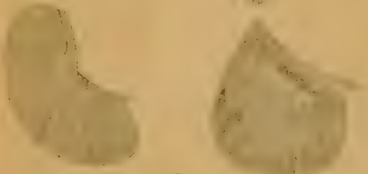
15 A



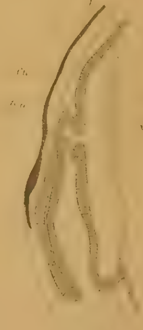
15



17 A

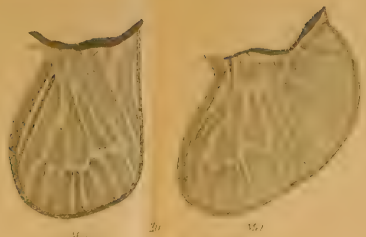


17.

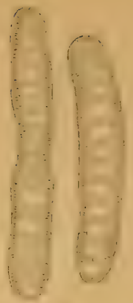


18

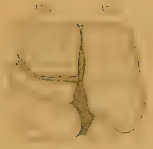
19



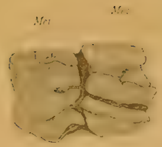
20



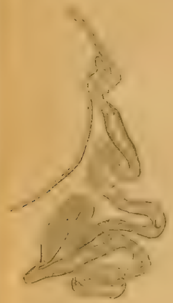
21



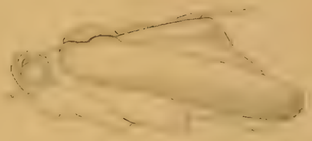
22



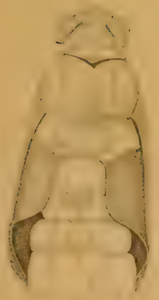
23



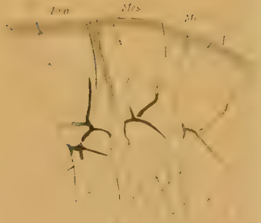
24



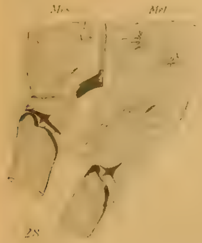
25



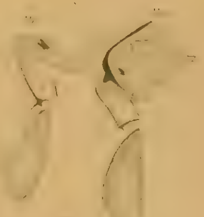
26



27

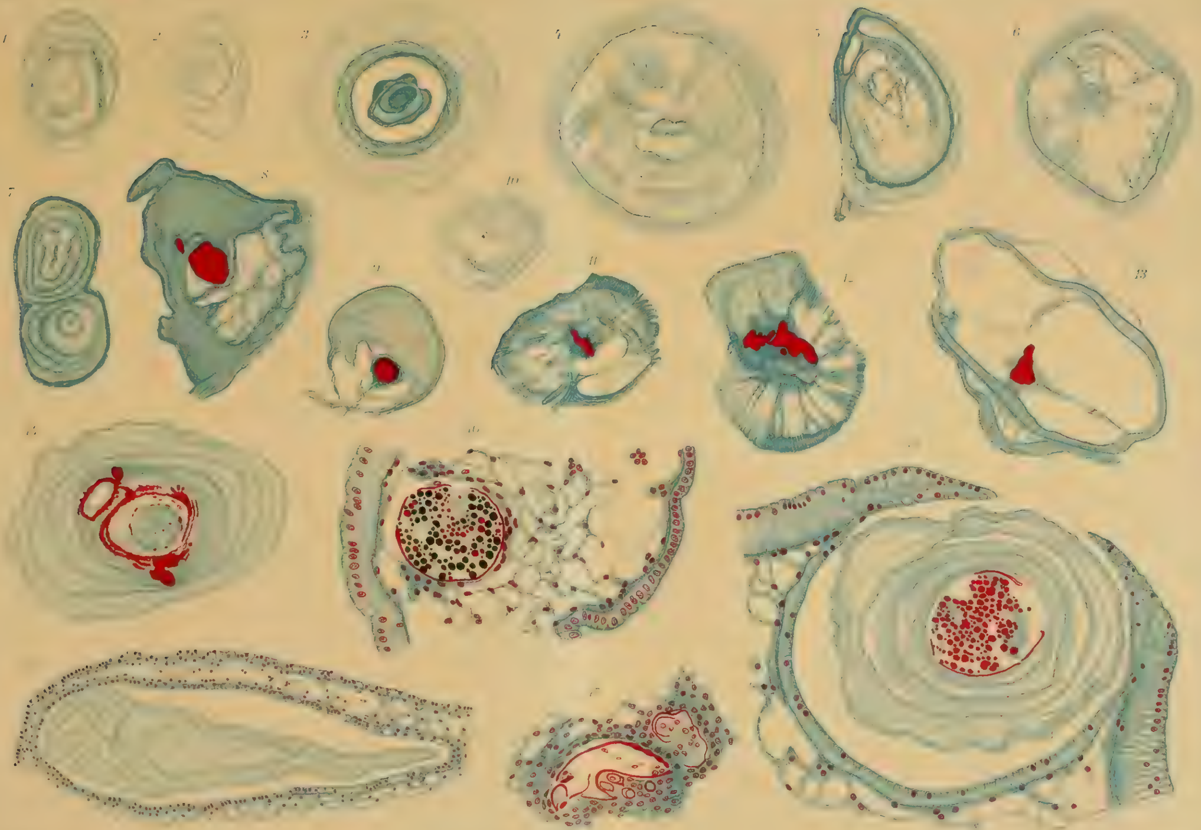


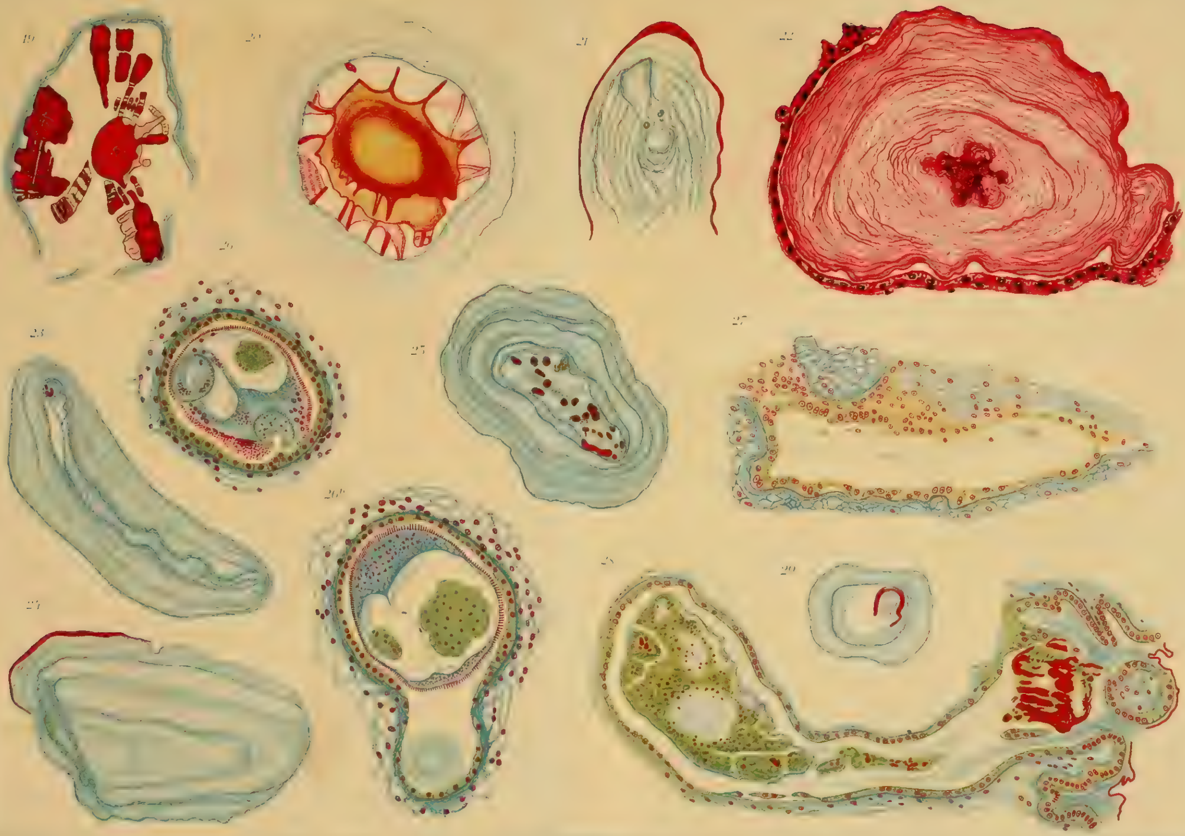
28



29

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17


19
20
21
22
23
25
27
26b
29

5 WHSE 01850

1810